

RÉPUBLIQUE FRANÇAISE — MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

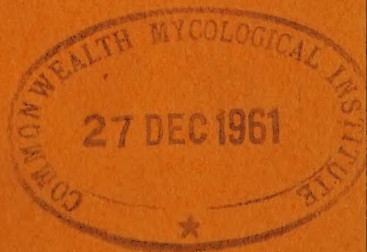
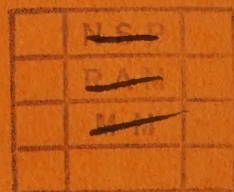
ANNALES DE L'INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

SÉRIE C

ANNALES DES ÉPIPHYTIES

RECHERCHES SUR L'ÉTHOLOGIE
DES IMAGOS D'AGRIOTES
(COL. *ELATERIDAE*)

par Jacques d'AGUILAR



INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
PARIS

RÉPUBLIQUE FRANÇAISE — MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

ANNALES DE L'INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

SÉRIE C

ANNALES DES ÉPIPHYTIES

RECHERCHES SUR L'ÉTHOLOGIE
DES IMAGOS D'AGRIOTES
(COL. *ELATERIDAE*)

par Jacques d'AGUILAR



INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
PARIS

RECHERCHES SUR L'ÉTHOLOGIE
DES IMAGOS D'AGRIONES
(COL. *ELATERIDAE*)

PLAN DU MÉMOIRE

Avant-propos.

Introduction.

CHAPITRE PREMIER

Cycle évolutif et remarques éthologiques.

1. Caractérisation morphologique et Phylogénie des *Agriotes*.
2. Cycle évolutif général.
3. Sorties imaginales.
4. Accouplement.
5. Ponte.
6. Préférence du lieu de ponte.
7. Incubation des œufs.
8. Longévité des adultes.

CHAPITRE II

Activité cinesthésique et déplacement.

- A. — Activité cinesthésique.
 1. Vol.
 2. Marche et rythme d'activité.
 - a) Observations et expériences dans la nature.
 - b) Expériences en Actographe.
 3. Discussion et conclusions.
- B. — Déplacement et dispersion.
 1. Techniques d'étude.
 2. Résultats des observations et expériences.
 3. Discussion et conclusions.

CHAPITRE III

Saut — Mécanisme et rôle dans le comportement.

1. Etude morphologique et anatomique de l'appareil saltateur.
2. Mécanisme du saut.
3. Expériences sur le déterminisme et le comportement.
 - a) Comportement normal d'un *Agriotes* effectuant un saut.

- b) Dispositif expérimental.
 - c) Action de la température sur le saut.
 - d) Action du substrat sur le saut.
 - e) Saut, face sternale au sol.
 - f) Ablation des appendices.
 - g) Saut et retournement.
 - h) Hauteur du saut.
4. Discussion et conclusions.

CHAPITRE IV

Quelques aspects de l'alimentation.

- 1. Nature et importance de l'alimentation.
- 2. Influence de l'alimentation sur la fécondité.
- 3. Influence de l'alimentation sur la longévité et la mortalité.
- 4. Effet du groupement sur l'alimentation.
- 5. Discussion et conclusions.

CHAPITRE V

Piégeage et chimiotactismes.

- A. — Groupement sous les bottillons de plantes.
 - 1. Moment du groupement sous les bottillons de Trèfle.
 - 2. Étude de la faune rencontrée sous les bottillons de Trèfle.
 - 3. Bottillons de graminées.
 - 4. Bottillons d'autres plantes.
- B. — Modes d'action des bottillons.
 - 1. Rôle de la structure des bottillons.
 - 2. Hygrotactisme.
 - 3. Chimiotactisme.
 - a) Attractivité de différentes préparations végétales.
 - b) Essais de différents corps chimiques.
 - 4. Discussion et conclusions.

Résumé et conclusions générales.

Références bibliographiques.

AVANT-PROPOS

Les *Agriotes* figurent parmi les Insectes les plus nuisibles à diverses cultures et de très nombreux auteurs se sont consacrés à leur étude.

Cependant depuis une dizaine d'années l'attention des cultivateurs et des Services du Ministère de l'Agriculture a été attirée par l'accroissement des dégâts causés par ces Coléoptères. Ces dégâts en général mal observés et identifiés prenaient surtout un aspect local et sporadique ; toutefois certaines régions comme la Bretagne (principalement le Finistère et une partie des Côtes-du-Nord et du Morbihan) ont eu à en souffrir d'une manière grave et constante. Il semble bien d'autre part que la recrudescence signalée des dégâts soit due non seulement à une meilleure identification des dommages effectifs causés par ce ravageur mais surtout à la remise en culture de friches ou de terres couchées en herbe, biotopes éminemment favorables au développement de ces Elaterides.

Des études ont été entreprises en vue de préciser l'importance exacte de ces attaques, la biologie des Insectes en cause et leurs particularités écologiques en fonction des conditions de culture, de sol et de climat si particulières à la Bretagne. Ces études qui portaient également sur les différents stades de l'Insecte, on été en grande partie réalisées sur place grâce à la constitution d'un Laboratoire de Campagne à Pleyber-Christ (Finistère) qui fonctionna pendant six ans de 1947 à 1952. Certains points particuliers furent approfondis dans les laboratoires de la Station de Zoologie Agricole de Versailles.

C'est une partie de ce travail concernant les imagos de diverses espèces d'*Agriotes* que nous développons ici. Nous nous sommes attachés à l'étude plus approfondie de ce stade dans la mesure où peu de chercheurs s'y étaient intéressés d'une façon suivie ; où le stade imaginal présentait sur le plan de l'étude générale du comportement des Insectes des aspects dignes d'être remarqués et détaillés ; où enfin, sur le plan pratique de la lutte, cette étude pouvait permettre d'envisager de nouvelles orientations.

Au moment de présenter mes remerciements à tous ceux qui m'ont aidé dans cette étude il m'est impossible d'oublier que l'ensemble des travaux du Laboratoire, créé avec l'aide précieuse de mon ami P. GRISON, constitue l'œuvre d'une « équipe » et il m'est agréable de présenter mon amicale reconnaissance à mes collaborateurs dévoués : MM. F. QUÉMÉRÉ ; H. CHEVIN ; R. HUET ; R. HAM ; A. BUGERJON.

J'ai trouvé une grande compréhension auprès de la F. N. P. P. P. T., particulièrement chez M. DEMESMAY, qui nous a apporté les conditions matérielles pour la réalisation de ces études. Sur le terrain M. F. COAT, Directeur du Syndicat de Pleyber-Christ, a mis à ma disposition le maximum de moyens facilitant ainsi grandement ma tâche, qu'il en soit très amicalement remercié.

C'est dans l'atmosphère vivifiante et combien instructive, des laboratoires de l'Institut National de la Recherche Agronomique, de la Chaire d'Evolution des Etres organisés, de l'Institut National Agronomique, que j'ai pu améliorer ce travail et je ne peux manquer de remercier mes nombreux collègues et amis, qui, à des titres divers, méritent d'être associés à mes études et qu'il m'est impossible, malgré mon désir, de citer tous ici.

Mes remerciements vont aussi à M. M. B. POSSOMPÉS et J. BERGE-RARD qui ont accepté de faire partie de mon jury de thèse.

Monsieur le Professeur P.P. GRASSÉ, Membre de l'Institut, a bien voulu s'intéresser à mes recherches qui doivent beaucoup à ses cours de l'Université et à ses conseils, qu'il me permette de lui exprimer toute ma gratitude.

Monsieur B. TROUVELOT, Directeur de la Station Centrale de Zoologie Agricole m'a confié ce sujet d'études, il l'a suivi et m'a accordé de grandes facilités de travail qui ont permis la pleine réalisation de cet ouvrage. Qu'il veuille trouver ici l'expression de mon respectueux dévouement.

* * *

J'exprime ma vive reconnaissance à M. l'Inspecteur Général J. BUSTARRET pour avoir bien voulu assurer l'impression de ce travail dans le cadre des travaux de l'Institut National de la Recherche Agronomique.

INTRODUCTION

Les Elatérides forment une famille nombreuse et remarquablement homogène. Depuis longtemps l'attention des Entomologistes a été attirée par certaines particularités du comportement de ces Insectes, entre autres celle de pouvoir exécuter des sauts verticaux de plusieurs centimètres. Cette faculté, très développée chez certaines espèces, jouant rarement chez d'autres, n'en constitue pas moins un caractère généralement répandu dans cette famille.

Par contre, la propriété d'émettre une lumière vive dans l'obscurité ne se rencontre que dans le genre exotique *Pyrophorus*. Cette propriété permit les très belles recherches de DUBOIS sur la luminescence et le comportement photogène de ces grands Elatérides.

En dehors de ces aspects assez singuliers le comportement de ces Elatérides au stade imaginal a souvent été laissé dans l'ombre.

Le genre *Agriotes*, sur lequel ont porté nos recherches, groupe des espèces à larves terricoles souvent phytophages. Une quinzaine d'espèces sont signalées de France parmi lesquelles les trois plus communes sont : *obscurus* L., *lineatus* L., *sputator* L. Ces trois espèces, bien connues des agronomes ont un cycle évolutif particulier dans lequel la durée de la vie larvaire est démesurément longue (quatre ans) par rapport à la vie imaginale active (cinq mois). La relative brièveté de la vie imaginale est peut-être un des facteurs qui a contribué à négliger l'étude de ce stade. En effet au stade larvaire les *Agriotes* ont été et demeurent un matériel de choix pour les biologistes qui ont pu approfondir leurs différents tactismes et divers aspects de leur physiologie. Au stade adulte, par contre, étant données, entre autres, les difficultés de récolte et d'élevage, peu de naturalistes ont étudié ces Insectes.

Nos observations ont surtout porté sur les animaux dans leur milieu naturel et c'est en partant de ces observations que nous avons tenté une analyse expérimentale du comportement. Cette analyse nous avons toujours essayé de la faire dans la nature ou dans des conditions approchées. Cette attitude permet de suivre constamment le comportement de l'animal dans le cadre de son mode naturel de vie.

Un des problèmes qui a rapidement retenu notre attention fut la recherche de différences dans le comportement des trois espèces rencontrées en mélange dans les mêmes lieux. Or, dans les aspects que nous avons étudiés, nous n'avons pu trouver la moindre divergence, sauf dans les hauteurs de saut.

Nous devons toutefois signaler que lorsque la comparaison entre les trois espèces n'a pas été possible nous avons toujours choisi *A. obscurus* de préférence.

Observant un comportement complexe : le groupement des adultes des trois espèces sous des bottillons de plantes coupées, nous avons tenté d'en analyser le mécanisme et de décomposer les différents tactismes (1). Cette analyse nous a conduit à préciser certains points éthologiques, à approfondir l'activité cinesthésique, à examiner quelques aspects de l'alimentation de ces Insectes. Il est évident que les résultats obtenus ont été limités par la précision des méthodes d'investigation employées et l'état actuel de certaines disciplines, la Biochimie par exemple.

Nous nous sommes efforcés, dans ce travail, d'apporter une contribution originale à la connaissance du comportement animal dont l'étude a depuis longtemps (et RÉAUMUR en est une illustration classique) été développée dans notre Pays, grâce à une méthode expérimentale dégagée de considérations métaphysiques ou subjectives.

(1) Nous employons ce mot dans le sens récemment repris par P. GRISON (Thèse, 1956) qui le met en synonymie avec le mot « tropisme » d'un grand nombre d'auteurs français.

CHAPITRE I

CYCLE ÉVOLUTIF ET REMARQUES ÉTHOLOGIQUES

Les Elatérides forment un groupe de Coléoptères morphologiquement très homogène mais dont l'éthologie larvaire est assez diversifiée. Les larves des uns sont carnivores et se rencontrent dans les bois vermoulus ou les cavités des arbres (*Limoniscus*, *Ischnodes*, *Megapentes*, *Elater* etc...) ; d'autres sont détritiphages, d'autres enfin sont phytophages se nourrissant à l'état larvaire aux dépens des parties souterraines des plantes (*Athous*, *Cardiophorus*, *Selatosomus*, *Agriotes*, etc...). Parmi ces derniers les *Agriotes* représentent de beaucoup les Elatérides les plus dangereux pour les cultures en France. Ce sont surtout les espèces suivantes qui ont été signalées : *A. obscurus* L. ; *A. sputator* L. ; *A. lineatus* L. ; *A. ustulatus* Schall.

La dernière espèce, bien que présente dans toute la France, exerce surtout ses ravages dans les parties méridionales de notre Pays. En fait on rencontre en Bretagne comme *Elateridae* nuisibles les 3 premières espèces d'*Agriotes* *Selatosomus latus* F. et quelques *Athous*. Mais le genre *Agriotes* représente à lui seul 95 p. 100 des formes nuisibles de cette famille.

Le genre *Agriotes*, largement répandu sur le globe, voit ses représentants peupler les régions Paléarctique, Orientale, Ethiopienne (uniquement la sous-région Malgache), Néarctique et Néotropicale. L'aire de distribution géographique des trois espèces qui nous intéressent englobe l'Europe entière et s'étend jusque sur les plateaux du centre de l'Asie. Elles ont été introduites en Amérique du Nord.

I. — Caractérisation morphologique et Phylogénie.

On distingue aisément, à l'état imaginal, les trois espèces en cause. Voici quelques caractères qui permettent de les identifier sommairement.

A. lineatus L. Elytres roussâtres à interstries pairs plus étroits et plus foncés que les impairs surtout en arrière. Pronotum aussi long que large, de teinte brun-noirâtre, à ponctuation forte et bien marquée. Longueur 7 à 10 mm.

A. obscurus L. Cet insecte diffère du précédent par sa teinte d'un noir brûnâtre uniforme, ses stries équidistantes entre elles et ses inter-

stries tous semblables, même en arrière. De plus son pronotum est nettement plus large que long ; il est plus densément et ruguleusement ponctué au milieu de son disque que sur ses côtés. Longueur 6,5 à 10,5 mm.

A. sputator L. Cette espèce généralement plus petite que les précédentes est presque entièrement d'un gris brunâtre. Elle diffère de la précédente par son pronotum aussi long que large, bordé de rougeâtre en avant et le long de ses angles postérieurs, et orné sur son disque d'une ponctuation relativement fine et espacée. Le deuxième article de ses



A. obscurus L.

A. lineatus L.

A. sputator L.

FIG. 1. — Les trois *Agriotes* étudiés.

antennes est plus long que le troisième. Enfin son front porte un rebord assez visible d'une antenne à l'autre. Longueur 6 à 7 mm.

Il est par contre beaucoup plus difficile de séparer ces espèces à l'état larvaire. *A. sputator* L. se reconnaît aux petits spicules chitineux ornant la surface des bourrelets membraneux qui portent les hanches. Chez les deux autres espèces ce même bourrelet est décoré de fines stries rayonnantes peu visibles. L'angle formé par la pointe de la mandibule et la dent du bord tranchant ou rétinacle est un caractère subtil que certains auteurs indiquent comme permettant de différencier *A. obscurus* L. de *A. lineatus* L.

Sur le plan de la Phylogénie on peut distinguer dans le genre *Agriotus* ESCHSH. deux principaux groupes d'espèces : celles du « groupe *limosus* » et celles du « groupe *sputator* ». Ce dernier groupe, qui comprend entre autres les 3 espèces que nous avons étudiées et l'espèce américaine *mancus* SAY, est très homogène. Il est caractérisé, comme suit : a) les pièces génitales mâles montrent un développement des lobes latéraux qui sont faiblement chitinisés à la partie ventrale ; b) les organes reproducteurs femelles possèdent de longues glandes collatérales, les glandes accessoires se raccourcissent, s'élargissent, la *bursa copulatrix* porte des plaques sclérifiées, la base du conduit de la spermathèque s'enroule sur lui-même et de nombreux diverticules y prennent naissance ; c) les larves possèdent à la base du neuvième tergite abdominal deux fossettes profondes qui représentent des impressions musculaires.

Mr. Fox (*in litt.*), en Amérique du Nord (Nova Scotia) a étudié les trois espèces européennes introduites et l'espèce néarctique *mancus* SAY et n'a trouvé aucune divergence marquée de leur éthologie à l'exception de très légères différences dues aux conditions climatiques.

Malgré toute l'attention particulière portée sur ce point il ne nous a pas été possible de découvrir des différences sensibles dans l'éthologie ou le comportement de nos trois espèces. C'est la raison pour laquelle elles seront étudiées ensemble.

2. — Cycle évolutif.

Voici le résumé du cycle évolutif des 3 espèces tel que nous avons pu l'observer en Bretagne.

Les adultes hibernent dans le sol et remontent à la surface au printemps. Cette apparition se fait, suivant les années, au mois de mars ou au début d'avril. L'alimentation, à ce stade, est principalement végétarienne. Les accouplements se produisent dans la deuxième quinzaine de mai et la ponte, qui a lieu dans le sol, s'échelonne de la fin mai au début de juillet. A cette dernière date commence l'éclosion des œufs (environ 4 semaines d'incubation). L'évolution larvaire va alors durer quatre années complètes pendant lesquelles les larves, essentiellement terricoles, se nourrissent, surtout à certains moments de l'année, des parties souterraines de nombreuses plantes sauvages et cultivées. Les larves à leur complet développement, entrent en prénymphose au début du mois de juillet puis se transforment en nymphes qui donnent naissance à des adultes en août et septembre. Les imagos restent dans leur logette nymphale depuis leur transformation jusqu'au printemps suivant. Chaque année les adultes pondent et nous trouvons dans un même champ des larves de tous les âges ; nous n'avons donc pas comme pour *Melolontha melolontha* L. une sortie massive tous les 3 ans.

CYCLE EVOLUTIF DES TAUPINS DU
GENRE AGRIOTES DANS LA REGION
DE PLEYBER-CHRIST EN 1948

Les Adultes sont abondants
du 28 Mars au 21 Juin



Accouplements abondants
2^{ème} quinzaine
de Mai



Premières sorties
d'adultes 16 Mars



Mort des adultes
en Juillet

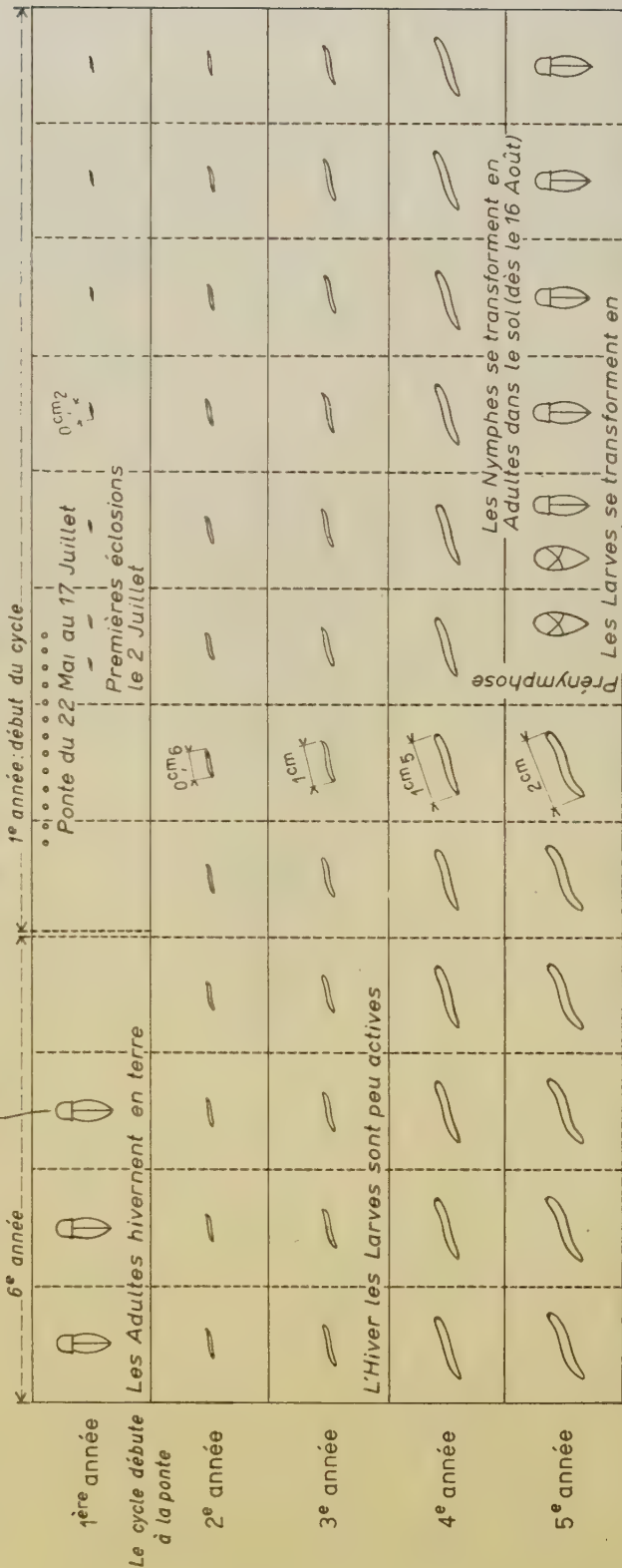


FIG. 2

3. — Sorties imaginales.

Après leur transformation les adultes restent dans leur logette de terre où ils subissent une « diapause imaginale ». Cette transformation s'opère entre le 16 août et le 16 septembre avec un maximum fin août-début septembre. Au début, peu colorés, ils se pigmentent au bout de quelques jours. Si on les met à la lumière à cette époque, ils peuvent sauter, mais manifestent cependant une activité cinesthésique anormale (cf. *infra*) et ne s'alimentent pas.

Quelques auteurs pensent que les imagos peuvent, quand les conditions climatiques sont favorables, émerger en été et passer l'hiver dans les touffes d'herbes, au pied des haies et dans divers abris [A. W. RYMER-ROBERTS (1919), A. CHRZANOWSKI (1927)]. Cependant, le plus grand nombre des observateurs indiquent que les adultes restent dans le sol pendant tout l'hiver et le printemps. En effet, nombre d'entre eux ont signalé avoir trouvé des imagos dans leur loge nymphale à divers moments avant leur sortie vernale montrant ainsi que l'hibernation avait bien lieu près de l'endroit de transformation dans le sol.

Nos observations en Bretagne cadrent exactement avec ces dernières données et malgré de nombreuses chasses au cours de six années, ayant eu des fins d'été très différentes au point de vue climatique, il ne nous a pas été possible de trouver des adultes d'*Agriotes* avant le printemps.

La période d'apparition à la surface du sol semble surtout dépendre des conditions climatiques. Cette période se situe en moyenne autour de la mi-mars, les extrêmes observés par nous étant le 6 mars et le 5 avril.

D'après quelques notations que nous avons réalisées le pourcentage des mâles (dans les 3 espèces) est supérieur à celui des femelles au cours des premières sorties, puis tend à s'égaliser.

4. — Accouplement.

Les accouplements commencent en général vers le milieu d'avril puis deviennent très fréquents dans la deuxième quinzaine de mai.

La position des animaux est celle qui est couramment décrite chez les Coléoptères. Les deux insectes se placent dans le même sens, le mâle monté sur le dos de la femelle et légèrement déporté à droite. Les antennes du mâle trépident et la femelle se déplace portant son partenaire. La durée de l'accouplement est très variable et nous avons noté qu'elle pouvait aller jusqu'à 30 minutes.

Les accouplements observés par nous l'ont été presque exclusivement pendant le jour dans des cristallisoirs contenant plusieurs dizaines d'individus manifestant une assez grande agitation. Quelques-uns furent isolés en boîte de Pétri et de nouveaux coïts furent parfois enregistrés. Quoi

qu'il en soit, il ne semble pas que nous puissions en tirer des indications sur la période du jour pendant laquelle se fait l'accouplement dans la nature. Nos expériences sur l'activité nocturne de ces animaux (cf. *infra*) nous feraient pencher en faveur d'une activité copulatrice nocturne. Nous avons d'ailleurs eu l'occasion d'en observer au cours de nos chasses de nuit.

5. — Ponte.

La ponte débute généralement après le 15 mai pour se terminer parfois vers la mi-juillet.

Très peu d'auteurs ont vu les Insectes pondre dans la nature et nous n'avons pas été plus favorisés à cet égard. Cela provient très vraisemblablement, comme nous le notions pour l'accouplement, de leur activité nocturne qui rend les observations difficiles. Par contre, au laboratoire on n'éprouve aucune difficulté à obtenir des œufs. Nous avons utilisé diverses méthodes d'élevage qui nous ont toutes donné de bons résultats. Une des plus simples consiste à placer un couple ou une femelle fécondée dans une boîte de Pétri dont le fond est recouvert d'une feuille de papier filtre bien humidifiée. Une petite plaque d'ardoise y est aussi introduite. C'est sous cette plaque que la femelle dépose ses œufs que l'on peut compter très facilement en raison de l'opposition des teintes entre la ponte et le support. On peut aussi placer dans la boîte de Pétri un tube plein d'eau et bouché par de l'ouate hydrophile. C'est alors entre le coton et la paroi du tube que la femelle dépose ses œufs. Ils peuvent être isolés ou le plus souvent en groupe de 3 à 20 unités. Exceptionnellement, nous avons trouvé des groupes plus importants allant jusqu'à 43 œufs. Le maximum d'œufs pondus par une femelle est de 213, cependant la moyenne doit se situer autour de 100.

Dans les conditions de laboratoire en aucun cas les œufs ne sont enfoncés profondément dans le sol. Leur position au-dessous de la surface est souvent de l'ordre du millimètre (1 à 5), quelquefois de l'ordre du centimètre. Il faut indiquer que les Insectes étaient placés dans des conditions les plus favorables à la ponte. La terre, en effet, uniformément humidifiée, n'était pas trop tassée. Le degré hygrométrique était élevé, ce qui permettait un développement optimum des œufs. La température était elle aussi plus élevée que dans la nature et les variations moins accusées. Dans la nature ces facteurs, que nous venons d'examiner plus haut, varient considérablement. Il est probable par conséquent, qu'en l'absence de telles conditions à la surface immédiate du sol, les Insectes recherchent les crevasses et les fissures et qu'ils insèrent leurs œufs plus profondément dans le sol. Il semble que l'on puisse affirmer, d'après les conclusions de différents auteurs et nos propres observations sur la position des larves néonates peu mobiles que, dans la grande majorité des cas, les œufs sont

pondus dans une zone située à une dizaine de centimètres de la surface du sol.

6. — Préférence du lieu de ponte.

Divers auteurs ont recherché les lieux de ponte préférés par les femelles. C'est ainsi que pour E. GUENIAT (1934) la présence du Trèfle sauvage ou cultivé caractérise ces lieux. Tandis que M. COHEN (1942) et GOUGH et EVANS (ces derniers à la suite d'expériences méthodiques) ont récolté plus d'œufs dans les parcelles de Graminées que dans celles de Trèfle.

Afin de mettre en évidence l'influence des cultures sur la ponte et le développement des œufs, nous avons offert, à des Insectes parfaits capturés avant la ponte, le choix entre de petites parcelles de sol occupées par des végétaux différents (compétition). Les pontes ayant eu lieu, nous avons recherché les jeunes larves en tamisant le sol. Cette méthode nous donne une idée des lieux de groupement naturel des femelles lorsque celles-ci disposent de plusieurs types de cultures dans un très proche voisinage.

Pour ces études nous plaçons 80 adultes d'*A. obscurus* dans des bacs remplis de terre ayant une surface formant un carré de 70 centimètres de côté et une profondeur de 50 centimètres. Dans chaque bac les cultures étaient divisées en 4 parcelles égales de 35 × 35 centimètres, occupées en damier par deux cultures différentes à comparer entre elles. Des cloisons enfoncées dans le sol et le dépassant de 2 centimètres, au plus, empêchaient les larves de se déplacer d'un compartiment à l'autre sans gêner la circulation des adultes. Le criblage de la terre fut opéré à partir de septembre, c'est-à-dire quand les œufs étaient éclos et avaient donné naissance à de jeunes larves de 2 à 3 millimètres. Nous avons utilisé, comme « Pâture » des parcelles de terre prélevées dans un champ mis en pâturage et ayant une composition principalement formée de graminées (*Agropyrum*, *Lolium*, *Alopecurus*, *Dactylis*, *Avena*, *Agrostis*) et de Légumineuses (*Trifolium*) sauvages. Voici les résultats les plus significatifs qui indiquent l'abondance de ces dernières.

Compétition	Nombre total de larves récoltées	Résultats
Trèfle, Blé (1947)	219	Trèfle : 82 % — Blé : 18 %
Trèfle, Blé (1948)	236	Trèfle : 88 % — Blé : 12 %
Trèfle, sol nu (1947)	232	Trèfle : 71 % — Sol nu : 29 %
Trèfle, Pommes de terre (1947)	498	Trèfle : 54 % — P. de t. : 46 %
Trèfle, Pâture (1947)	728	Trèfle : 28 % — Pâture : 72 %
Trèfle, Pâture (1950)	735	Trèfle : 28 % — Pâture : 72 %
Pâture, Blé (1950)	343	Pâture : 58 % — Blé : 42 %
Pâture-P. de t. (1950)	210	Pâture : 78 % — P. de t. : 22 %

D'autre part, une compétition de 4 cultures faites dans un même bac et répétée pendant 4 ans, a donné les résultats suivants.

Cultures	1947	1948	1949	1950
	%	%	%	%
Blé	10	1	2	3
Pommes de terre	7	1	3	2
Trèfle	26	24	3	26
Pâturage	57	74	92	69

Ces résultats montrent avec netteté une préférence marquée des femelles d'*Agriotes* pour le Trèfle et la pâture ; cette dernière l'emportant sans conteste sur toutes les cultures offertes.

Il est intéressant de noter ici les observations de M. S. GHILYAROV (1941) en U. R. S. S. Étudiant la localisation des adultes d'*A. obscurus* au moment de la ponte dans une série de parcelles contiguës supportant diverses cultures il indique la distribution suivante : Seigle (10,5), Trèfle de 3 ans (5), Trèfle de 1 an (3,3), Avoine et Vesces (2,5), Lin (0,5), Lupin et jachère (0), et estime que cette distribution n'est pas due à une préférence alimentaire, mais qu'elle semble être en corrélation avec le microclimat. C'est ainsi que les relevés de température et d'hygrométrie immédiatement au-dessus de la surface du sol pendant les plus chauds moments de la journée mettaient en évidence une température plus basse et une humidité relative plus élevée dans les parcelles de Seigle et de Trèfle. Le sol dans ces mêmes parcelles était plus ombragé et la force du vent moindre.

Nous pensons aussi que dans nos expériences l'influence du microclimat est dominante non seulement pour la localisation des adultes au moment de la ponte mais encore, par la suite, au moment de l'éclosion des œufs. Par contre, il nous semble douteux que la texture du sol et le pH soient des facteurs importants pour l'oviposition.

7. — Incubation des œufs.

En 1950 la durée d'incubation des œufs chez *A. obscurus* s'est échelonnée entre 37 et 45 jours avec un maximum à 41 jours. En 1948 les deux extrêmes étaient 39 et 65 jours. Il s'agit dans ce cas de chiffres obtenus à la température du laboratoire qui pouvait osciller entre 5° et 15°C. La durée d'incubation des œufs placés en étuve à une température constante (20 à 25°C) s'échelonne entre 13 et 20 jours. Comme l'a remarqué M. COHEN (1942) la période d'incubation est d'autant plus courte que

la saison avance. Voici, par exemple, les durées maximums observées à différentes dates de ponte.

Date de ponte	Nombre de jours d'incubation
26 mai	42
27 mai	38
30 mai	38
1 ^{er} juin	39
3 juin	37
5 juin	36

8. — Longévité des adultes.

Il est certain que les *Agriotes* ne vivent pas à l'état imaginal plus d'une année. Transformés au milieu du mois d'août, ils meurent en général au début du mois de juillet de l'année suivante. Les dates extrêmes notées en Bretagne ont été 27 juin (correspondant aux premières morts) et 23 juillet (correspondant à la disparition des derniers individus).

Certains auteurs, M. COHEN en Angleterre et E. GUENIAT en Suisse, indiquent comme dates ultimes 11 et 13 août. De toutes façons la période d'activité en surface excède rarement cinq mois.

Il y a une nette différence dans la vie post-sexuelle des sexes. Généralement le mâle meurt plus rapidement que la femelle.

CHAPITRE II

ACTIVITÉ CINESTHÉSIQUE ET DÉPLACEMENT

Parmi les fonctions de relation placées sous la dépendance étroite du système nerveux, l'activité motrice de l'individu, stimulée par les facteurs extérieurs, peut faire l'objet d'études spéciales et être soumise à la mesure. Dans le cas des *Agriotes*, seules quelques observations dispersées faites dans la nature indiquaient que l'activité de déplacement des imagos avait surtout lieu pendant la nuit.

A. — ACTIVITÉ CINESTHÉSIQUE

L'activité cinesthésique comprend chez les espèces étudiées : le vol, la marche et le saut. Si les deux premiers aspects sont liés au déplacement et à la dispersion, le dernier ne l'est qu'épisodiquement. C'est pour cette raison et dans un dessein de clarté que nous étudierons le saut dans un chapitre spécial.

1. — Vol.

Si un certain nombre d'espèces d'*Elateridae* ont été souvent observées au vol, il n'en est pas de même des 3 espèces nuisibles d'*Agriotes*. L. MESNIL (1930) écrit : « Nous avons passé de nombreuses années dans une localité fortement envahie sans jamais voir ces Insectes se servir de leurs ailes pas plus dans la journée que le soir ou la nuit. » Puis R. LANGENBUCH (1932) et W. SUBKLEW (1934) confirment son point de vue.

Cependant dès 1929 A. I. MASAITIS supposait que *A. sputator* L. volait quelquefois. Par la suite V. M. POSPELOVA (1939) indique des vols de *A. obscurus* L. dans la région de Tomsk ; J. C. F. FRYER, en juin 1941, capture *A. obscurus* L. volant tard dans la soirée par une humidité élevée et un vent faible ; M. COHEN (1942) signale des observations de vol mais note que des pièges de géraniol et d'eugénol ⁽¹⁾ placés à 75 cm de hauteur n'ont pas permis le groupement d'adultes. Enfin M. V. BRIAN (1947) a observé dans une serre, des vols d'*Agriotes obscurus* L. et *lineatus* L. et précise qu'il s'agit d'après-midi chaudes et ensoleillées où le vent était absent et l'hygrométrie élevée.

(1) Ces deux corps ont été utilisés avec succès pour piéger *Popillia japonica* NEW. aux États-Unis, mais n'ont jamais été signalés comme attractifs vis-à-vis des adultes d'*Agriotes*.

Nous avons fait des remarques assez semblables en Bretagne. Par des journées chaudes et orageuses nous avons observé des vols d'*Agriotes lineatus* L. et *obscurus* L. L'insecte monte à l'extrémité des feuilles de Graminées puis écartant élytres et ailes, il exécute un vol plané qui peut l'amener à plusieurs mètres de son point de départ. La hauteur des vols observés n'excédait pas 30 cm. Le vent peut aussi aider ces déplacements.

Des pièges constitués par des bottillons de Graminées attractives (cf. *infra*) placés sur des plateaux de bois chargés de terre, situés eux-mêmes à 0 m 50 et 1 mètre de la surface du sol avaient été établis dans un champ de Blé où une forte population d'adultes était dénombrée. Le résultat des relevés opérés pendant plus d'un mois fut entièrement négatif.

On peut ainsi penser que les adultes d'*Agriotes obscurus* et *lineatus* (nous n'avons observé aucun *A. sputator*) ne volent pas la nuit mais uniquement pendant les après-midi chaudes, humides et ensoleillées et que dans ce cas cette activité est induite par des conditions climatiques peu courantes, au moins en Bretagne. De toutes façons le vol, chez ces Insectes, semble représenter une activité exceptionnelle.

2. — Marche et rythme d'activité.

Divers auteurs ont remarqué que les imagos d'*Agriotes* évitent généralement la lumière et se déplacent à la marche principalement le soir et la nuit (M. COHEN, 1942). Plus récemment M. V. BRIAN (1947) a expérimenté à l'aide d'un actographe d'un type particulier qui lui permettait de noter automatiquement les montées d'adultes d'*Agriotes obscurus* L. le long d'une tige de fer ⁽¹⁾. Cet appareil lui permit de remarquer que l'activité la plus grande (sur 22 jours du mois de mai) se situait entre 18 h et 6 h (G. M. T.) avec un maximum entre 18 h et 24 h (G. M. T.). D'après l'examen de certaines données BRIAN pense que le facteur température doit avoir surtout une action sur l'activité des animaux pendant la nuit et le matin.

a) OBSERVATIONS ET EXPÉRIENCES DANS LA NATURE.

Nos observations de nuit nous ont permis de confirmer l'activité nocturne des imagos d'*Agriotes* ; nous les avons suivis grimpant le long des tiges de diverses plantes dont ils mâchonnaient les feuilles et avons remarqué que leur comportement était nettement perturbé par la lumière blanche. C'est ainsi que sous l'action d'un faisceau lumineux l'Insecte s'immobilise d'abord, puis, par des mouvements lents, présente la plus

⁽¹⁾ Le principe de cet actographe est basé sur le fait que les adultes quand ils sont actifs grimpent le long des tiges. Il nous semble que cette constatation ne peut rendre suffisamment compte de l'ensemble de l'activité de déplacement.

petite surface possible aux rayons lumineux. Souvent, s'il est surpris grimpant sur des feuilles de graminées, il se retourne et descend lentement. A la lumière rouge (nous avons utilisé pour recouvrir nos lampes du papier rouge inactinique employé en photographie) le comportement n'est plus perturbé ; ce phénomène se retrouve d'ailleurs chez de nombreux animaux phototactiques négatifs.

Par des piégeages systématiques dans un même champ, en utilisant des bottillons attractifs de Graminées ou de Trèfle (cf. *infra*) nous avons pu mettre en évidence l'importance des déplacements nocturnes.

Une série de 12 bottillons furent placés à 10 m l'un de l'autre dans un champ cultivé ayant une forte population imaginale.

En 1948, après des relevés effectués à 18 h. (G. M. T) qui rendaient compte du déplacement diurne et à 8 h. (G. M. T) qui donnaient le déplacement nocturne, nous avons obtenu les chiffres suivants entre le 3 mai et le 22 juin.

Espèces	Déplacement nocturne		Déplacement diurne	
	Nombre d'individus	Pourcentage	Nombre d'individus	Pourcentage
<i>obscurus</i>	833	60 %	545	40 %
<i>sputator</i>	574	67 %	284	33 %
<i>lineatus</i>	322	65 %	67	35 %

Ces chiffres indiquaient une nette prédominance des déplacements nocturnes sur les diurnes. De plus l'étude des températures et de l'hygrométrie (prises sous abri) semblait indiquer une influence de la température minimum sur les déplacements nocturnes : au-dessous de 5° ceux-ci étaient très peu importants. D'autre part les déplacements de jour semblaient influencés par l'hygrométrie minimum : au-dessous de 40 p. 100 d'H. R. les déplacements étaient rares.

En 1950 nos relevés ont été effectués à 20 h. et à 5 h. (G. M. T.) pendant une période allant du 3 mai au 13 juin. Voici les chiffres pour les trois espèces.

Espèces	Déplacement nocturne entre 20 et 5 h. (G.M.T.)			Déplacement diurne entre 5 et 20 h. (G.M.T.)		
	Nombre total d'individus	Nombre d'individus à l'heure ⁽¹⁾	%	Nombre total d'individus	Nombre d'individus à l'heure	%
<i>obscurus</i>	2 395	266	69	1 721	115	31
<i>sputator</i>	1 519	169	60	1 653	110	40
<i>lineatus</i>	992	110	78	462	30	22

(1) Ce chiffre est obtenu en divisant le nombre total par le nombre d'heures de déplacement de nuit ou de jour.

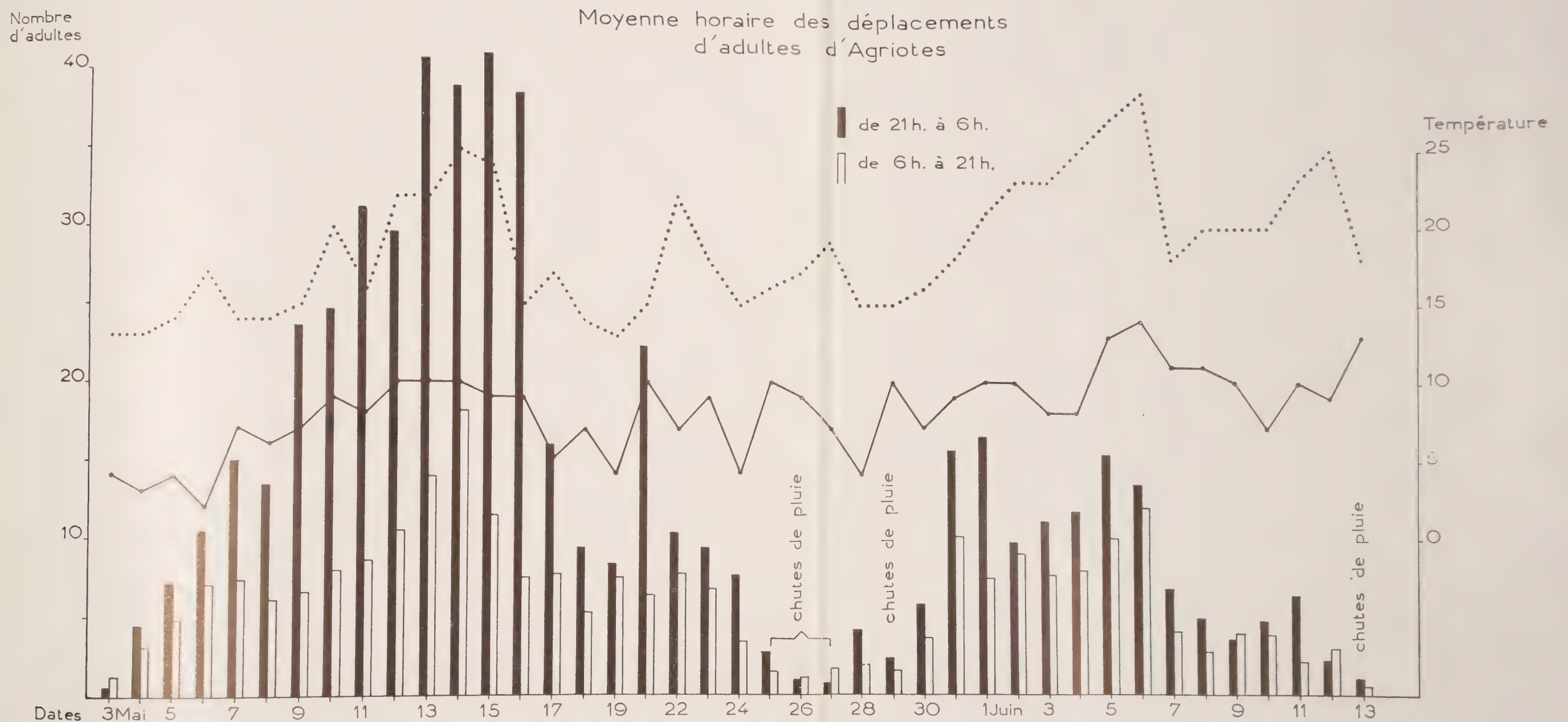


FIG. 3. — Moyenne horaire des déplacements pendant deux périodes du nyctémère. Les courbes de température indiquent le minimum (trait plein) et le maximum (trait pointillé).

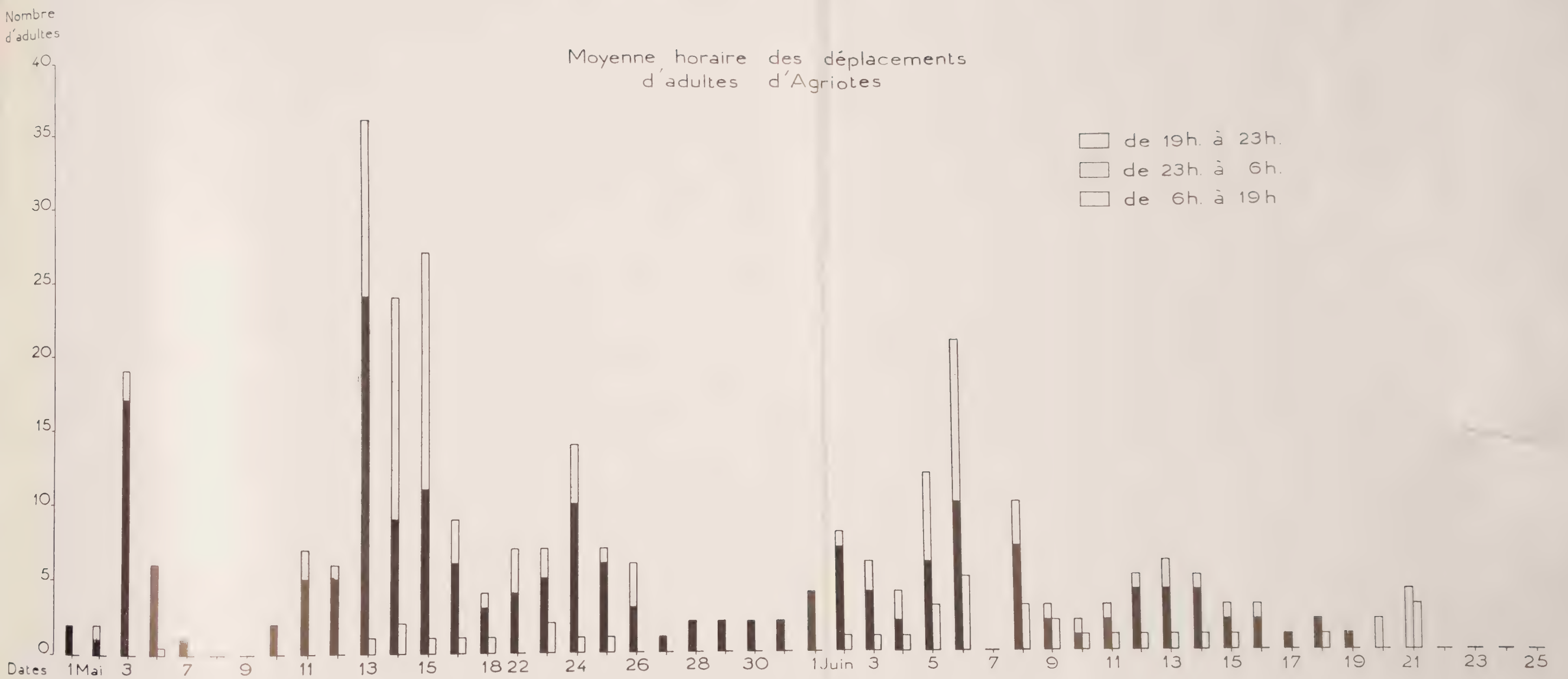


FIG. 4. — Moyenne horaire des déplacements pendant trois périodes du nycthémère.

La comparaison entre la courbe des moyennes horaires de déplacements diurnes et nocturnes et celle des minimums de températures semble montrer une certaine corrélation. Les températures minimums (nocturnes) très favorables au déplacement sont situées autour de 10°C et plus. Les chutes de pluie peuvent gêner le déplacement.

En 1951, les relevés de pièges ont été effectués à 6 h., 19 h. et 23 h. (G. M. T) pour se rendre compte non seulement de l'importance des déplacements diurnes par rapport aux nocturnes mais aussi de la différence entre les captures de la première partie de la nuit (19 h. à 23 h.) et celles de la seconde partie (23 h. à 6 h.)

Le graphique et le tableau ci-après mettent en relief la grande densité des captures nocturnes d'imagos sur les captures diurnes avec une prédominance entre 19 h. et 23 h.

Espèces	Déplacement nocturne entre						Déplacement diurne entre		
	19 et 23 h.			23 et 6 h.			6 et 19 h. (G. M. T).		
	Nombre total d'Individus	Nombre d'Individus à l'heure	%	Nombre total d'Individus	Nombre d'Individus à l'heure	%	Nombre total d'Individus	Nombre d'Individus à l'heure	%
<i>obscurus</i>	326	82	51	399	57	36	256	20	13
<i>spulator</i>	350	88	63	289	41	29	145	11	8
<i>lineatus</i>	143	36	60	139	20	34	34	3	6

En résumé, nos observations et expériences dans la nature montrent que les imagos d'*Agriotès* ont une activité surtout nocturne et qu'ils se réunissent sous les pièges pendant la nuit principalement entre 19 h. et 23 h. (G. M. T.). Les déplacements diurnes sont par contre beaucoup plus faibles. Les facteurs abiotiques du milieu semblent jouer un rôle important dans ce comportement. C'est dans le but de préciser l'action de ces facteurs que nous avons entrepris une étude plus approfondie de l'activité de ces Insectes. Pour ce faire nous avons utilisé des actographes qui permettent d'obtenir automatiquement une représentation graphique de l'activité des Arthropodes et facilitent l'expérimentation.

b) EXPÉRIENCES EN ACTOGRAPHE.

Appareils et techniques.

Les différents auteurs qui ont étudié l'activité des Arthropodes ont utilisé des types d'actographes très divers. Cependant le principe de ces appareils reste le même ; il consiste à transcrire automatiquement l'activité de l'animal, celui-ci étant placé le plus souvent dans une cage en équilibre et oscillant à chacun de ses mouvements. La cage est reliée à un sty-

let inscripteur. Un des modèles, le plus simple et le plus ancien est celui de SZYMANSKI qui fut modifié dans la suite par différents auteurs (en particulier R. CHAUVIN, 1943). Parmi les plus récents citons la « cage roulante » de M. PAVAN (1951) qui transmet les mouvements de l'Insecte par l'intermédiaire d'un relai électromagnétique.

Nous avons réalisé un actographe du type de celui de SZYMANSKI avec des modifications permettant son emploi pour mesurer l'activité d'es-

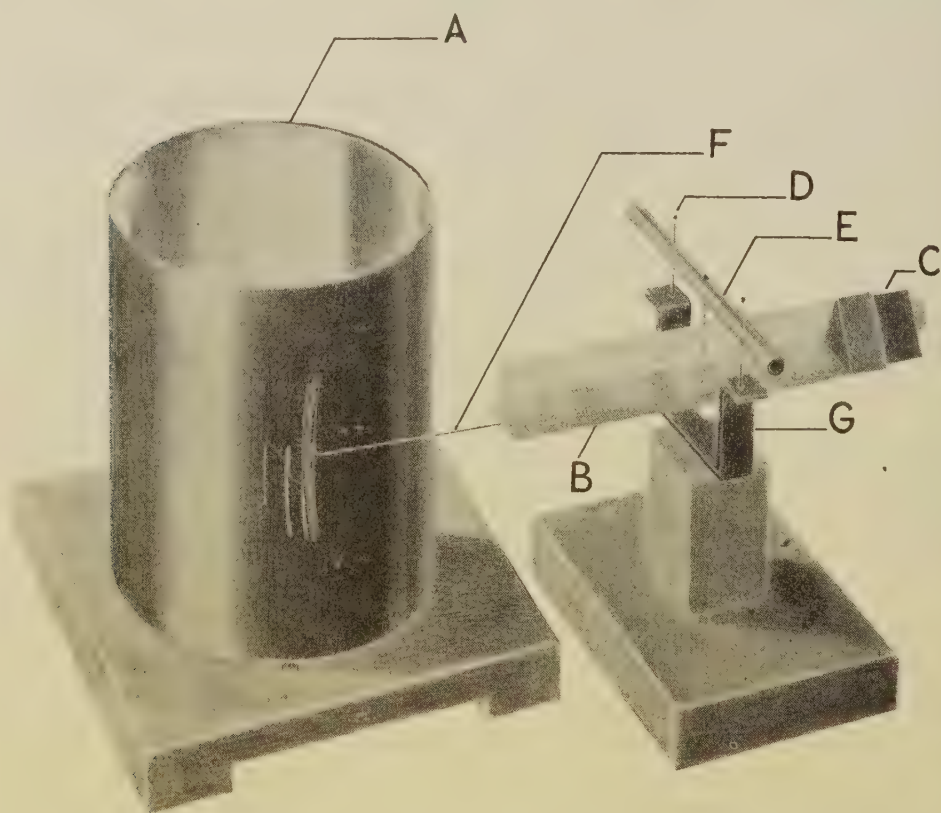


FIG. 5 — Actographe.

A Cylindre enregistreur. — B Cage en matière plastique. — C Partie coulissante noircie permettant de régler l'équilibre et d'introduire l'animal. — D Aiguille servant de pivot. — E Cylindre de bambou. — F Pointe traçante formée d'un crin taillé en biseau. — G Etrier métallique.

pèces ne pesant que quelques milligrammes. Cet appareil diffère essentiellement des autres par sa pointe traçante formée d'un crin coupé en biseau et portée elle-même par un ou deux crins fixés à la cage construite en matière plastique et comportant une partie coulissante permettant de régler l'équilibre et d'introduire l'animal. La partie coulissante est noircie afin d'offrir, pendant le jour, un abri à l'Insecte. L'inscription se fait sur un cylindre enregistreur (tournant en 24 heures ou en une semaine) recouvert d'une bande de papier glacé passée au noir de fumée ; celle-ci portant les traces du stylet après l'expérience est fixée à l'aide d'une solution de colo-

phane dans l'acétone. La fréquence et l'amplitude des oscillations du styliet inscripteur permettent d'évaluer l'intensité de l'activité de l'Insecte.

Connaissant la distance entre les deux extrémités de la cage on peut traduire en centimètres cette activité d'après le nombre et la longueur des oscillations inscrites. La partie noircie de la cage permet à l'Insecte de se placer dans une situation déterminée par rapport à une différence d'éclairement.

Aucune nourriture n'est fournie à l'individu en expérience qui se trouve dans des conditions de milieux définies. On sait que les imagos d'*Agriotes* (comme ceux du Doryphore par exemple) supportent un jeûne prolongé sans que leur comportement soit notablement modifié. Il est de plus utile de préciser que les *Agriotes* adultes se nourrissent peu (cf. *infra*).

Résultats.

Les expériences décrites ci-dessous ont été faites en plaçant les Actographes dans des conditions contrôlées, ces conditions ayant été choisies d'après nos observations dans la nature.

Nous avons voulu préciser notamment l'importance du rythme d'activité en fonction de l'alternance du jour et de la nuit et de la température entre 5 et 20° (les plus courantes). Puis nous avons voulu examiner l'influence de l'éclairement en modifiant l'alternance naturelle ou en réalisant l'obscurité constante. Les résultats commentés ci-dessous sont la traduction d'un grand nombre d'expériences et de courbes.

Rythme entre 5° et 20°C. avec alternance naturelle lumière-obscurité.

Dans ces expériences les actographes sont placés dans les conditions naturelles et les températures subissent des écarts de 5 à 20°C. Pendant les périodes d'immobilité les Insectes restent dans la partie noircie. Les graphiques ci-contre (fig. 7, 8 et 9) sont cumulatifs et représentent l'activité hebdomadaire de chacune des trois espèces. La figure 10 représente le graphique obtenu en additionnant l'activité d'une série d'individus de *A. obscurus* au cours d'une période allant du 4 avril au 20 juin 1951.

Les actogrammes réalisés dans ces conditions indiquent nettement une activité nocturne plus importante entre 19 h. et 6 h. (G. M. T.) avec une intensité maximum entre 19 h. et 23 h.

Rythme à température constante avec alternance lumière-obscurité.

Dans cette série d'essais les actographes sont placés en chambres climatisées de température et d'hygrométrie constantes. Les températures suivantes furent expérimentées : 10°C., 15°C., 20°C., 25°C.

Dans les deux premiers cas nous avons obtenu des graphiques tout à fait semblables à ceux obtenus précédemment.

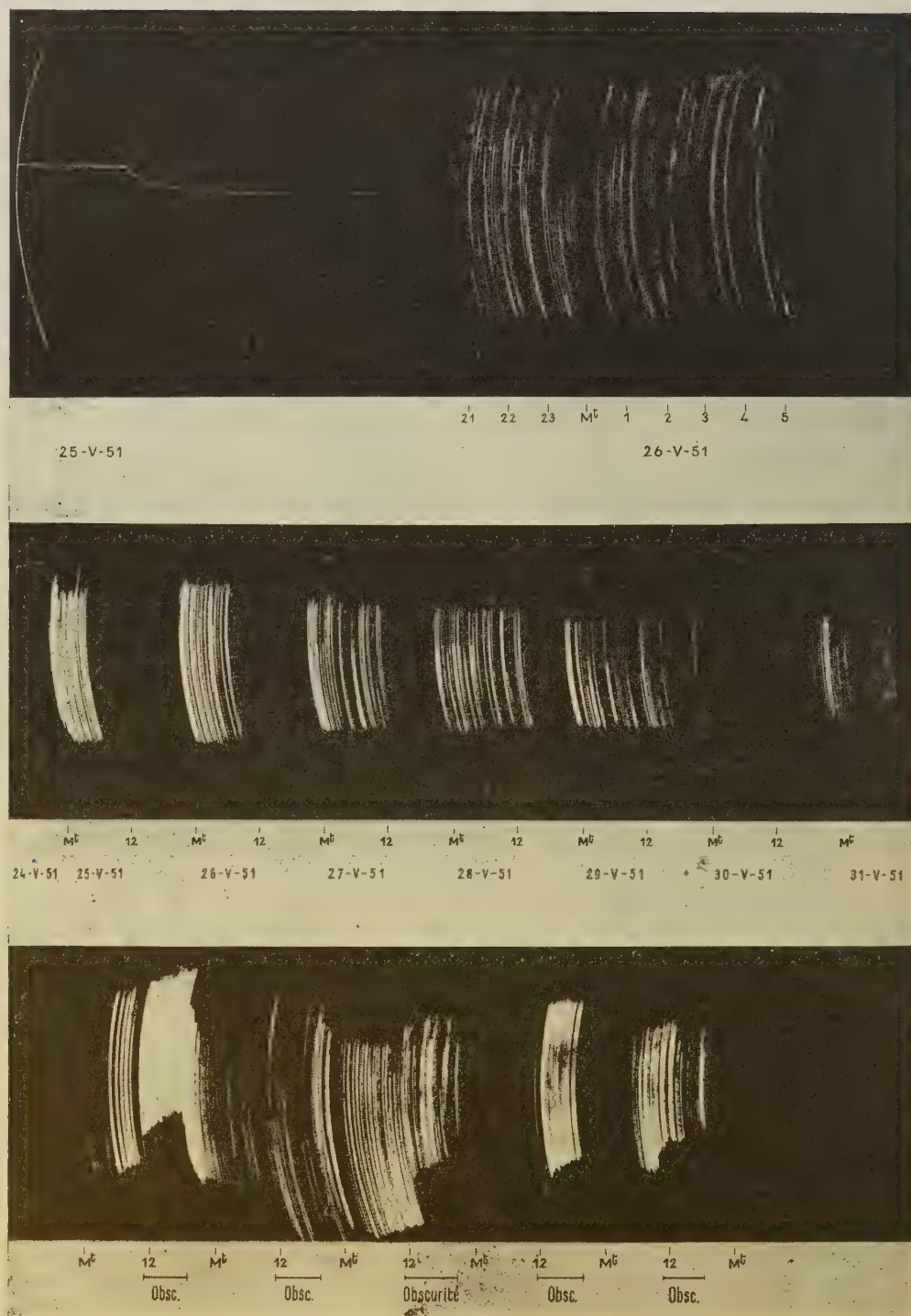


FIG. 6. — Divers types d'Actogrammes.

En haut : Enregistrement journalier. *Au centre* : Enregistrement hebdomadaire (seules les périodes de minuit (M^h) et de midi (12 h.) sont indiquées). *En bas* : Enregistrement hebdomadaire au cours d'une expérience d'inversion artificielle de l'éclairage.

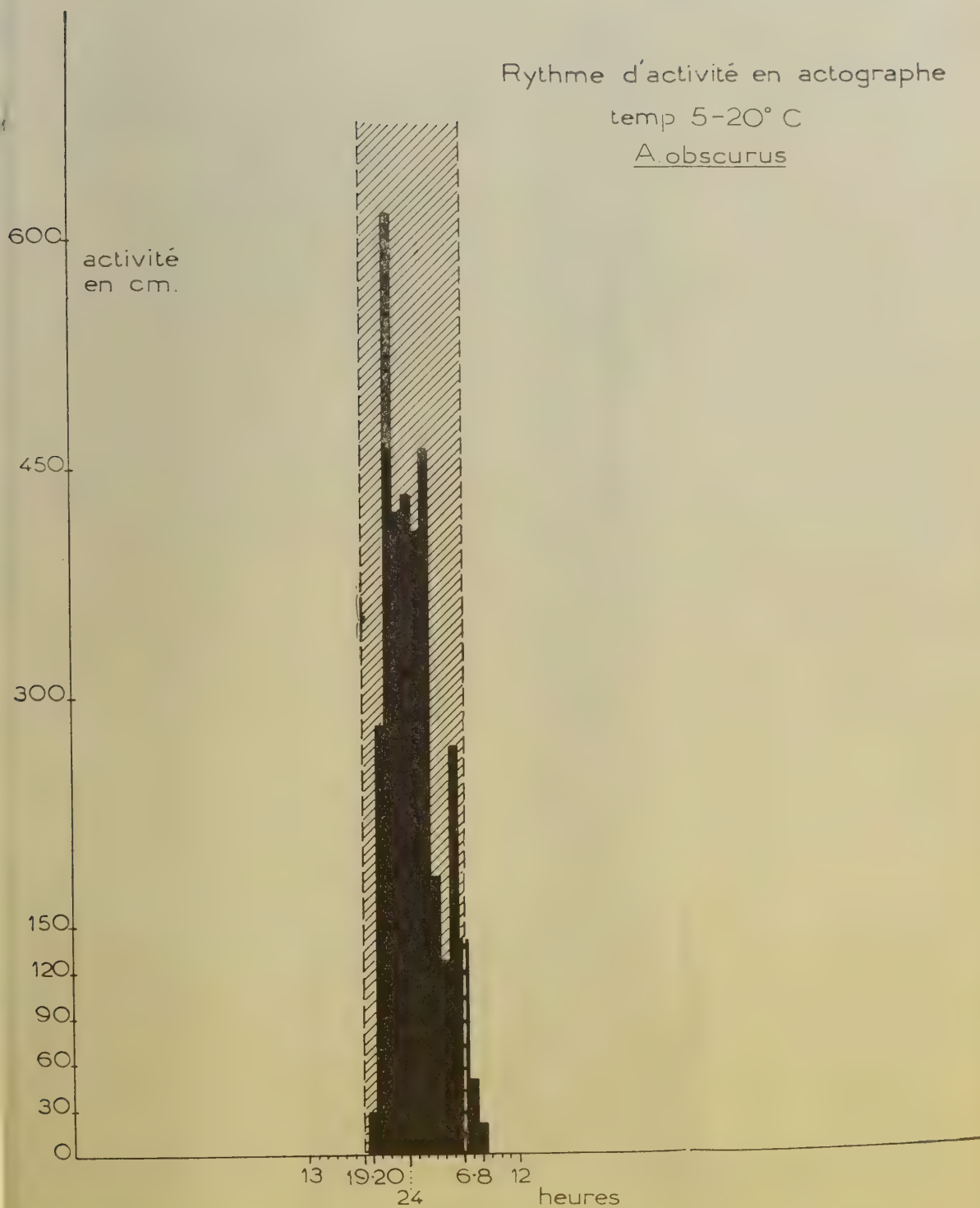
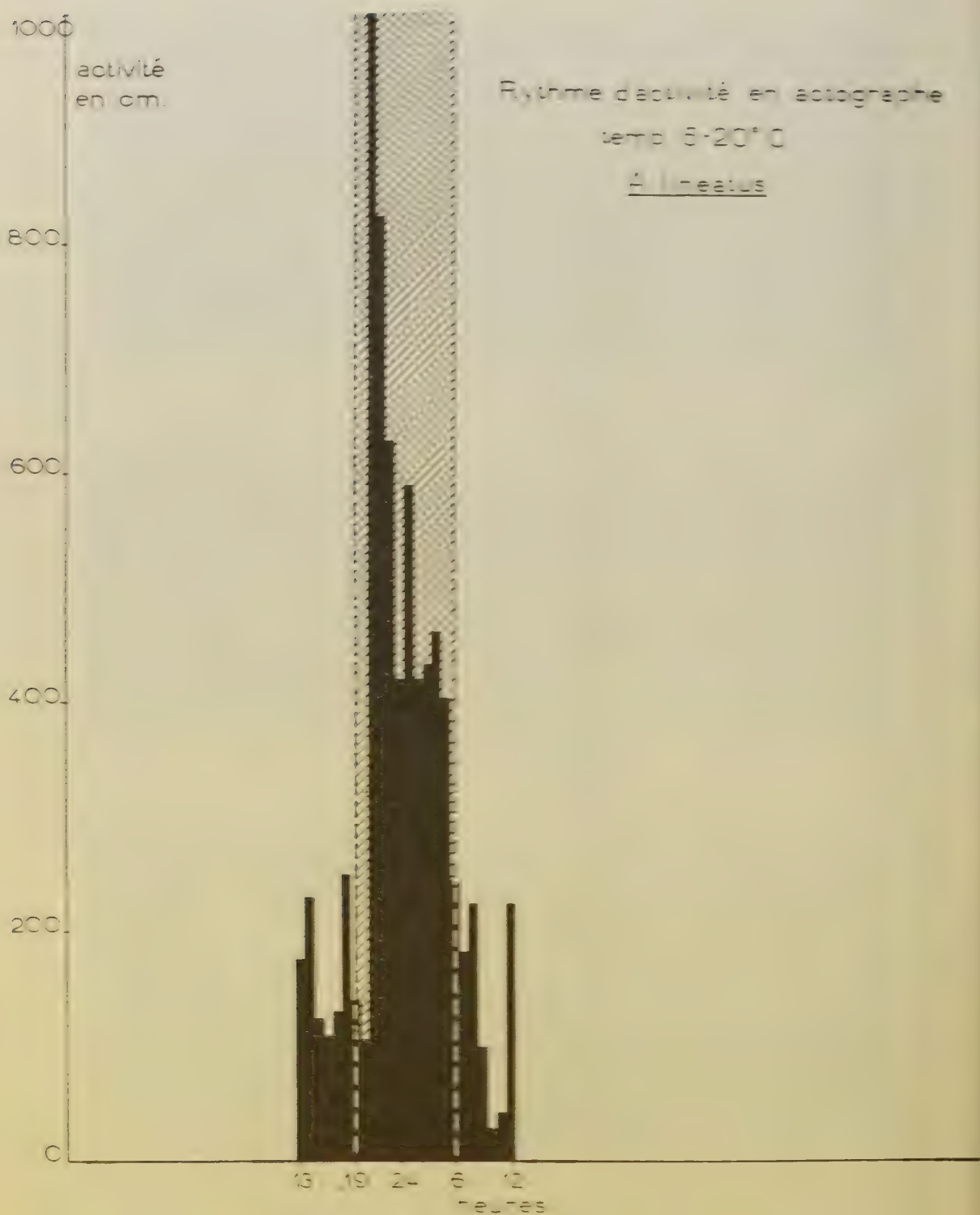
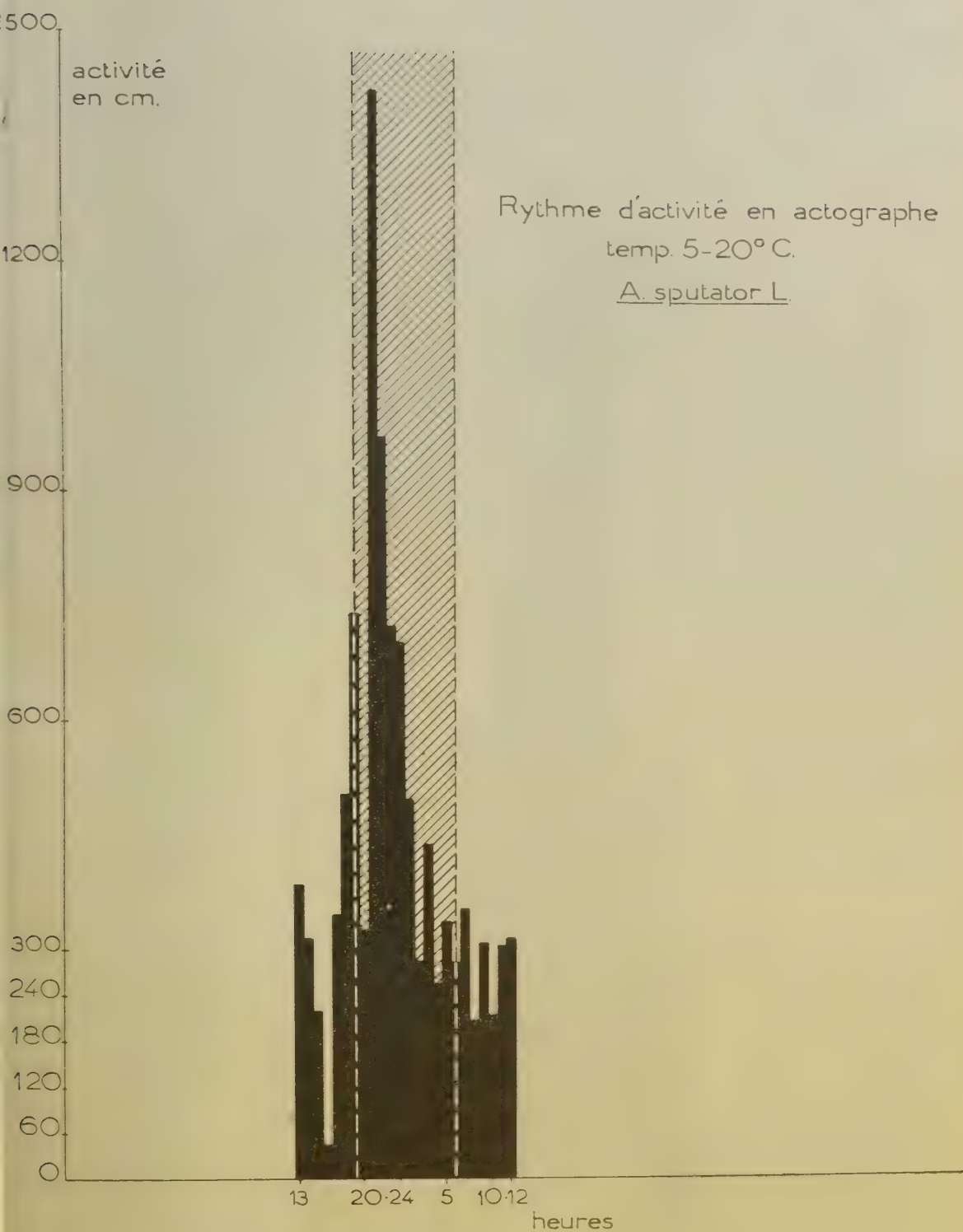


FIG. 7 — *A. obscurus*.
La partie hachurée représente la période d'obscurité.



FIG. 9. — *A. sputator*

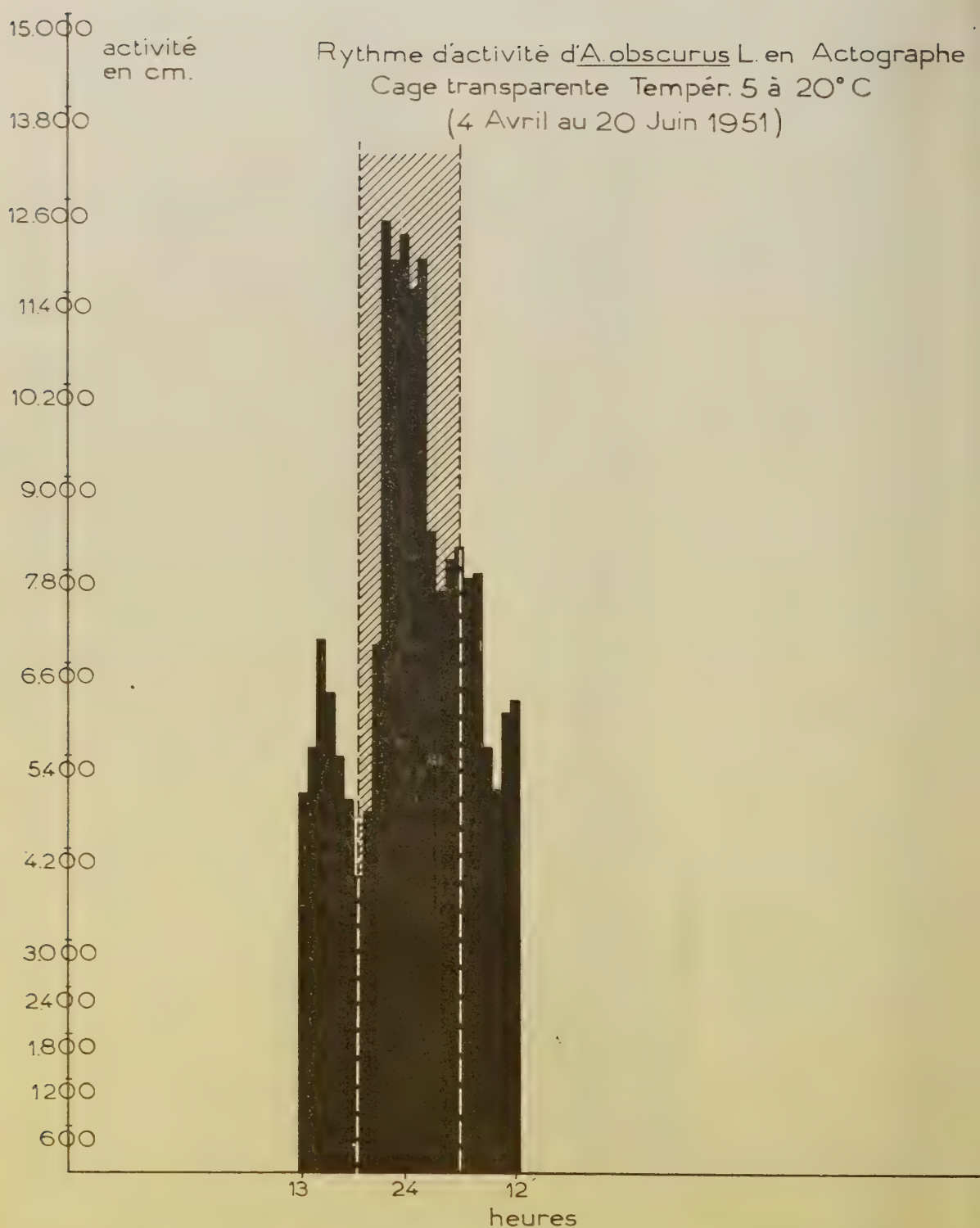


FIG. 10. — *A. obscurus*. — Graphique obtenu en additionnant l'activité de plusieurs individus pendant 46 jours

A 20°C le même type d'activité rythmée est observé avec une période d'activité plus largement étalée.

A 25°C (fig. 11) cette tendance s'accuse entraînant une plus grande activité pendant la période d'éclairement que pendant celle d'obscurité et d'une façon générale une activité accrue.

Rythme en obscurité continue.

Si dans quelques cas (fig. 12) nous observons une persistance du rythme pendant un ou deux jours, nous constatons assez rapidement une abolition du rythme, qui parfois, commence avec l'expérience (fig. 13). Cette arythmie est souvent accompagnée d'une diminution générale de l'activité cinesthésique (affaiblissement du tonus). Même si nous établissons une alternance de température (autour de 13°C pendant le jour et autour de 9°C pendant la nuit) le rythme n'est pas conservé, ce qui semble indiquer l'action prépondérante de la lumière dans une zone de température. Étudiant l'activité lumineuse d'une larve de Diptère Nématocère aux U. S. A. (*Platyura* (= *Zelmira*) *fultoni* FISH) B. B. FULTON (1941) a constaté que la production de lumière par cette larve n'avait lieu que pendant les heures d'obscurité. Or, dans le cas étudié et à l'inverse de nos observations, le rythme d'éclairement est conservé pendant six jours dans l'obscurité complète.

Inversion de l'éclairement.

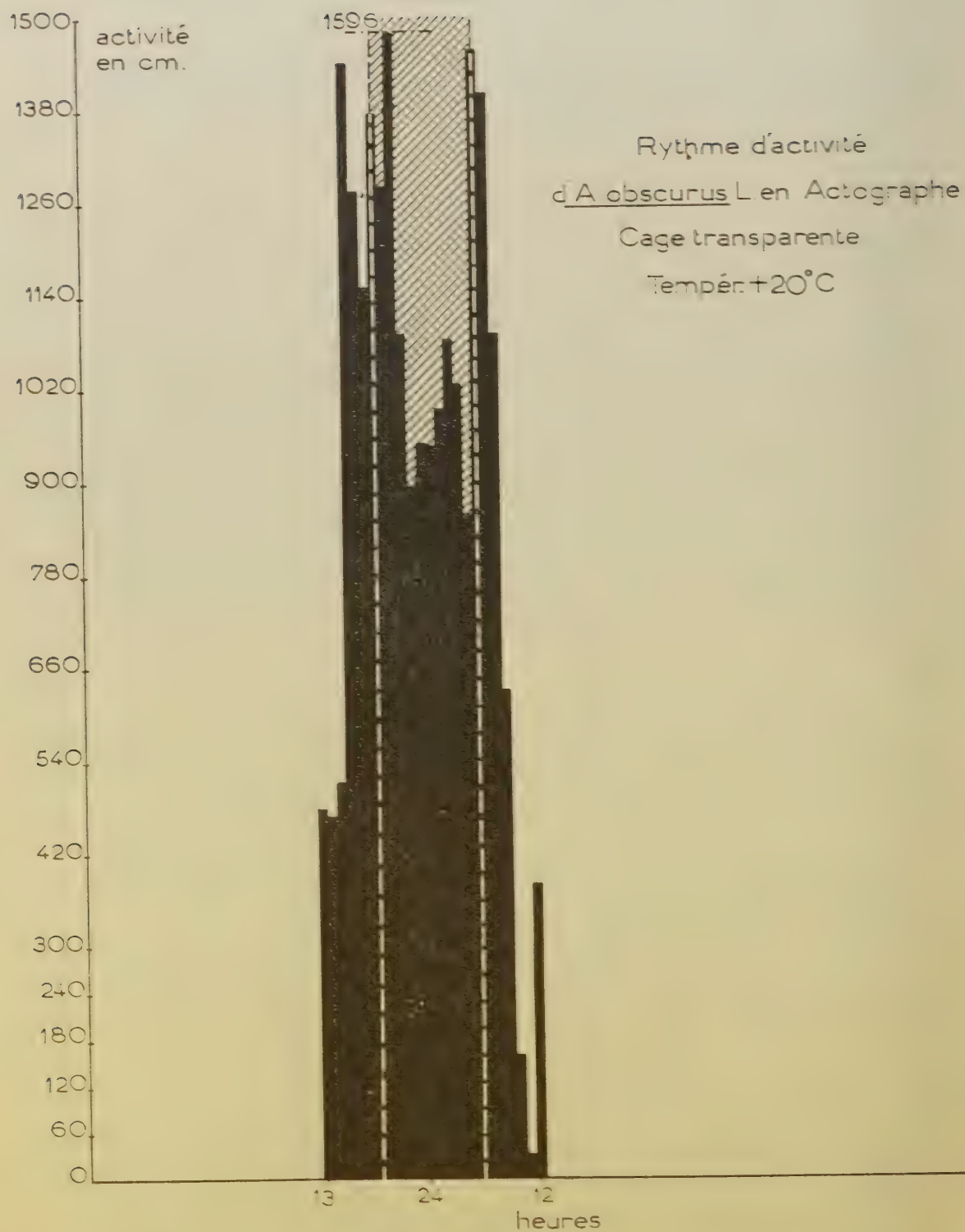
Nous avons essayé, dans cette expérience, d'inverser brusquement les conditions d'éclairement (obscurité entre 9 h et 19 h ; lumière entre 19 h et 9 h) et d'observer l'action de cette inversion sur le rythme.

Nous nous sommes efforcés de ne faire varier que l'éclairement et de maintenir constants les autres facteurs. Cependant comme nous avons utilisé des lampes ordinaires de 25 w. la qualité des rayons lumineux peut expliquer quelques anomalies.

Les résultats d'une série d'essais (la figure 14 donne un exemple) montrent une adaptation rapide aux conditions d'éclairement, la majorité des déplacements s'effectuant pendant les heures d'obscurité (artificielle).

Rythme des imagos néoformés.

Toutes les expériences et observations précédentes ont été faites sur des adultes en activité et récoltés dans les pièges attractifs entre mars et juillet ; or, comme de nombreux Insectes, les *Agriotes* présentent deux sortes de repos au stade imaginal : l'un est quotidien, comparable à un état de sommeil s'ordonnant en un rythme nycthéméral que nous venons de décrire, l'autre saisonnier correspondant à un état de diapause et à une période d'hibernation. En août les larves de 5^e année se transforment

FIG. 11. — *A. obscurus*.

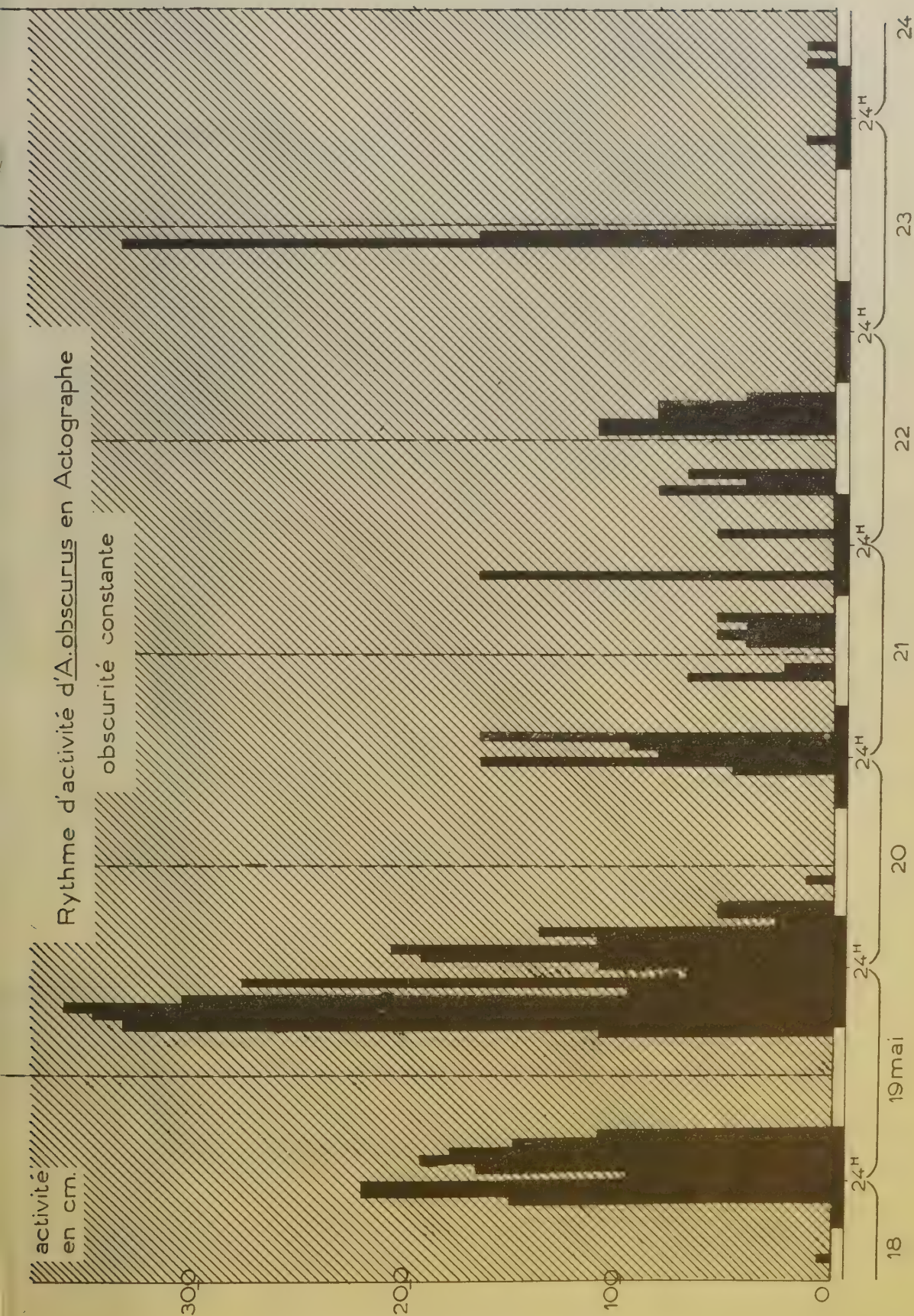


FIG. 12. — Rythme d'*A. obscurus*, en obscurité constante.

Rythme d'activité d'A. obscurus L. en Actographe
obscurité constante

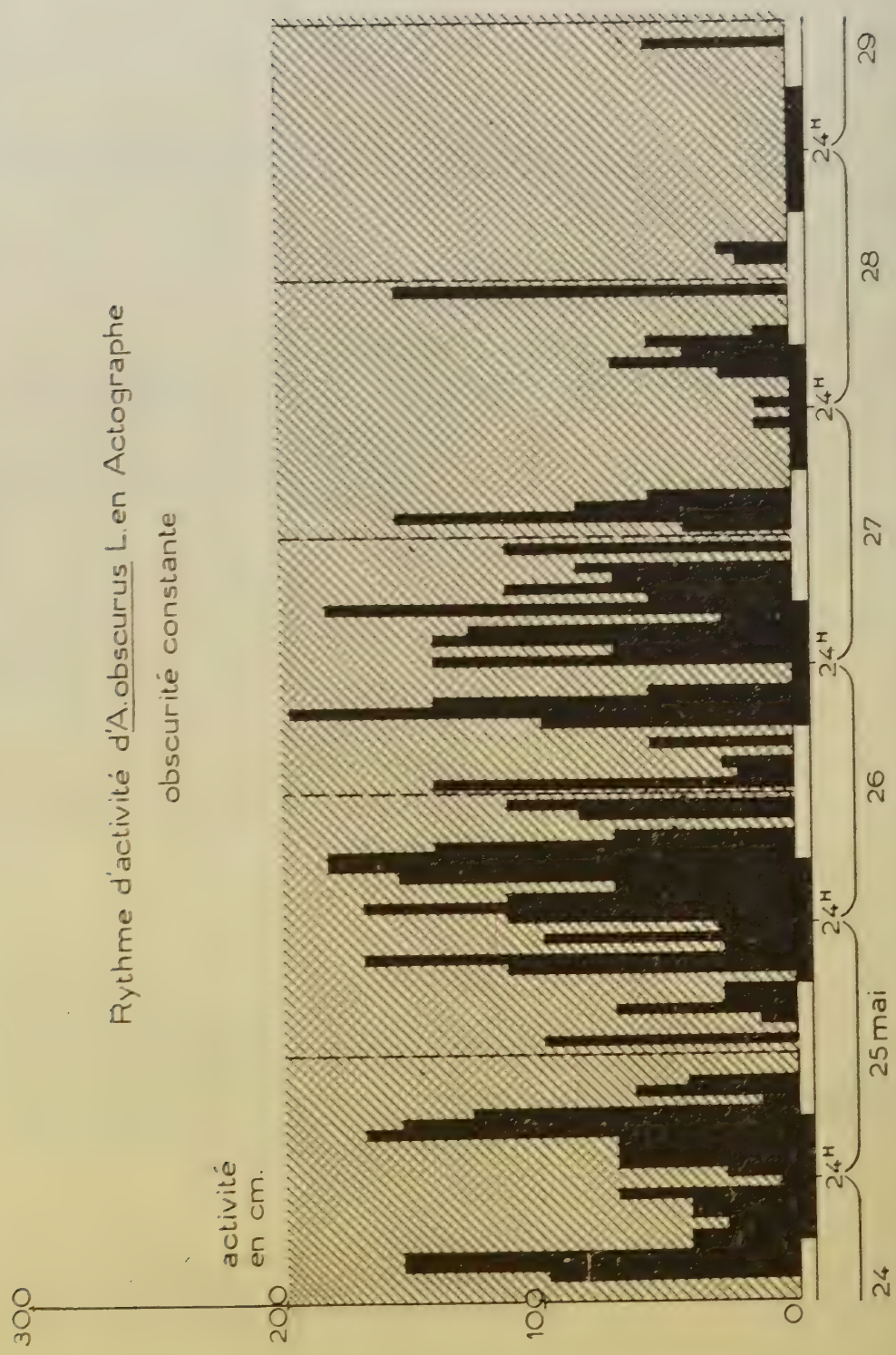


Fig. 13. — Rythme d'*A. obscurus* en obscurité constante.

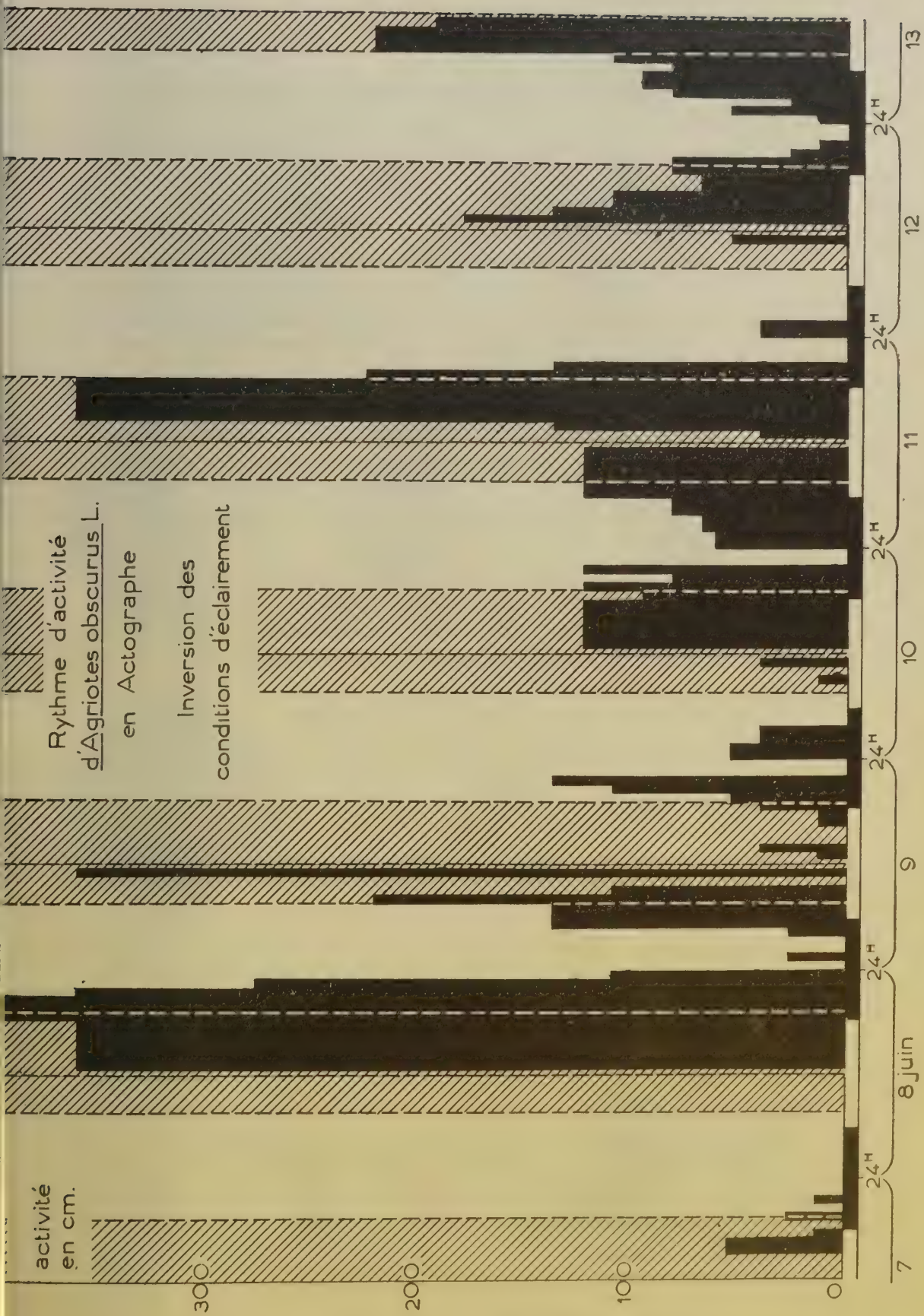


FIG. 14. — Inversion des conditions d'éclairement.

en nymphes à l'intérieur d'une coque de terre, puis en imagos qui n'émergeront à la surface du sol qu'au printemps suivant. Au cours du mois de septembre nous avons soumis à l'épreuve des actographes des adultes fraîchement transformés. L'activité de ces individus a été presque nulle, et les rares déplacements enregistrés le furent à des heures très différentes le long du nyctémère.

Ce résultat s'inscrit comme un nouvel exemple des relations existant entre l'état physiologique du sujet et son comportement. Comme l'a montré récemment P. GRISON (1956) avec le *Doryphore* les tactismes observés au cours de la vie de l'adulte sont une conséquence des changements d'état physiologique de l'Insecte.

3. — Discussion et Conclusions

L'ensemble de notre discussion porte sur des Insectes ayant subi la diapause imaginale.

Le rythme nycthémeral à activité nocturne que l'on observe aussi bien dans la Nature qu'au laboratoire est conditionné principalement par la lumière. Il semble d'ailleurs que ce comportement rythmé intéresse toute l'activité de l'Insecte (alimentation, copulation, ponte) et non la seule activité ambulatoire.

Il nous a paru intéressant de nous rendre compte, en dehors du comportement rythmé, de l'influence de la lumière et de voir la nature et l'importance des réponses phototactiques.

Nous avons fait des essais limités dans lesquels les Tropismes et les Cinèses ne sont pas spécialement analysés, mais simplement le comportement et la sensibilité des *Agriotes* à l'égard de la lumière. Pour ce faire nous avons opéré de la façon suivante :

Des imagos sont placés dans des boîtes de Pétri (au nombre de 5 dans chaque boîte) et des notations sont effectuées, uniquement pendant le jour, toutes les deux heures.

Les différents dispositifs expérimentés sont les suivants :

- 1) Couvercle à demi-noirci.
- 2) Couvercle à demi-noirci avec «abri» (plaque de matière plastique transparente légèrement surélevée pour permettre aux Insectes de se glisser en dessous) dans la partie noire.
- 3) Couvercle à demi-noirci avec abri transparent dans la partie claire.
- 4) Couvercle entièrement noir avec abri transparent.
- 5) Couvercle non noirci avec abri noir et abri transparent.
- 6) Couvercle non noirci avec abri transparent.

Voici les résultats obtenus sur 300 notations pour *A. obscurus* et qui sont aussi valables pour les deux autres espèces.

	N°	Partie obscurcie	Partie non obscurcie	Abri transp.	Abri noir
Couvercle à demi obscurci	1	99 %	1 %		
	2	93 %	6 %	1 %	
	3	99 %	1 %	0 %	
Entièrement noir	4	90 %		10 %	
Entièrement transparent	5		15 %	0 %	85 %
	6		19 %	81 %	

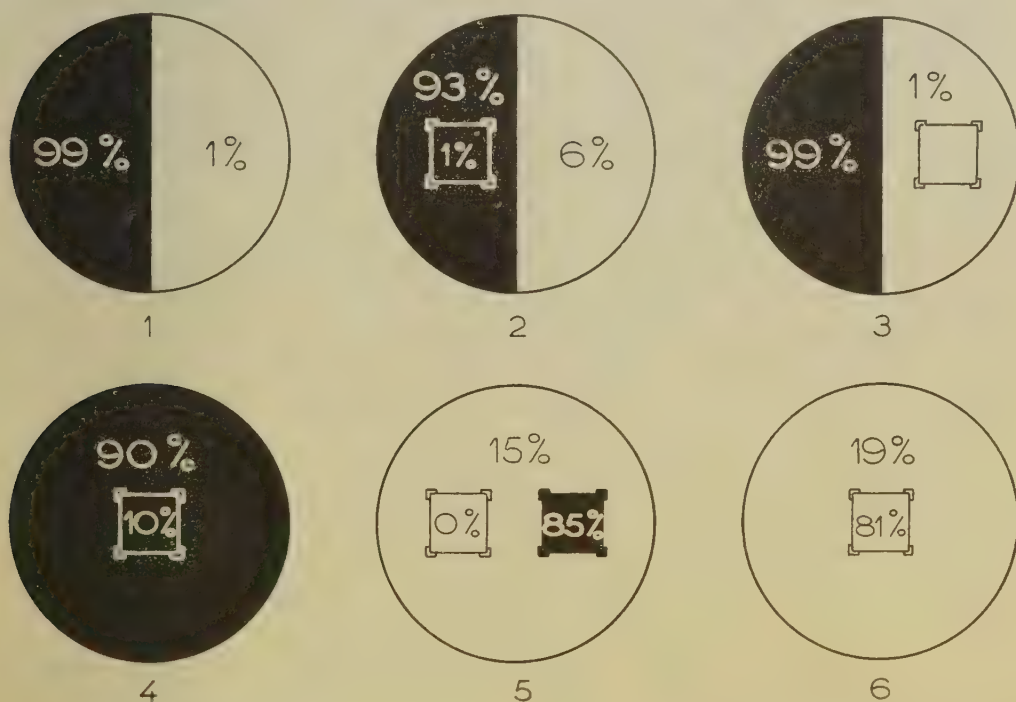


FIG. 15. — Schéma montrant les différents lots mis en expérience et les résultats obtenus.

Ces résultats indiquent un net phototactisme négatif et un certain thigmotactisme. Comme nous le savons chez la plupart des Insectes les réactions thigmotactiques sont plus ou moins développées et toujours latentes ce qui les amène bien souvent à se placer dans les angles des récipients ou des cages dans lesquels ils sont placés ou ceux des abris dans la nature ; les réactions des Forficules, à cet égard, sont bien connues (W. K. WEYRAUCH, 1929). Chez les *Agriotes* cette réaction est très apparente dans l'essai n° 6 où 81 p. 100 des animaux sont notés sous l'abri transparent se trouvant dans une boîte non obscurcie, par contre la réaction est masquée à l'obscurité.

Ainsi phototactisme négatif et thigmotactisme permettent d'expliquer en partie le comportement dans la nature des animaux que l'on rencontre pendant le jour sous les abris.

La plus grande partie des travaux publiés sur les rythmes nycthéméraux des Insectes ont attiré l'attention sur les fluctuations journalières de l'intensité lumineuse comme étant le facteur important dans la distribution de l'activité. Ainsi des observations nombreuses ont été faites montrant que le cycle lumière-obscurité détermine la période active de certains Insectes : *Gryllus assimilis* F. (LUTZ, 1938) ; *Carausius morosus* BR. et REDT. (SZYMANSKI, 1914 ; KALMUS, 1938) ; *Blatta* et *Blatella* (WILLE 1920 ; GUNN, 1940 ; MELLANBY, 1940) *Leptinotarsa decemlineata* SAY (GRISON 1943) ; *Ptinus tectus* BOIE. (BENTLEY, GUNN, EWER, 1941) ; *Photinus pyralis* L. (ALLARD, 1931 ; BUCK, 1937) ; larves d'*Aeschna cyanea* LAT. (PAULIAN et SERFATY, 1944).

Il ne semble pas douteux, et nos expériences le confirment, que la lumière représente un facteur important contrôlant l'activité rythmique chez de nombreux animaux. Les inversions d'éclairement, réalisées par quelques auteurs (SZYMANSKI, MELLANBY, GUNN, PAULIAN et SERFATY) et qui nous ont donné, dans le cas des *Agriotes*, des résultats significatifs sont en faveur de cette importance du facteur lumière. Mais ceci n'implique pas que la lumière soit le seul facteur effectif ou même le seul dominant. Il est possible qu'en fait, dans la nature, l'activité soit souvent contrôlée par plusieurs facteurs agissant simultanément. Ainsi s'expliqueraient les déplacements diurnes observés dans les champs.

Un certain nombre d'auteurs (F. PICARD, 1912 ; NECHELES, 1927 ; PIERON, 1937) s'appuyant sur des bases en grande partie théoriques ont considéré l'activité de certains Insectes nocturnes comme dépendant de l'humidité et ont suggéré que de tels animaux se cachent le jour pour conserver l'humidité. Cette opinion a été critiquée par GUNN et COSWAY (1938). Dans le cas des *Agriotes* il ne semble pas que l'hygrométrie intervienne comme facteur influençant l'activité de déplacement. Cependant un certain degré hygrométrique est nécessaire à la vie des adultes (autour de 50 p. 100 d'H. R.).

Le rôle de la température sur les rythmes journaliers a été noté par BODENHEIMER et KLEIN (1930) sur *Messor semirufus* et surtout par BENTLEY, GUNN, EWER (1941) sur *Ptinus tectus* Boie. Suivant ces derniers auteurs les sautes de température peuvent augmenter l'activité locomotrice ; même de petites variations de température (6°C) pourraient rompre le rythme de *Ptinus tectus*. J. E. CLOUDSLEY-THOMPSON (1953) expérimentant sur *Periplaneta americana* L. indique que les alternances d'hygrométrie et de chaleur ne peuvent induire l'activité périodique. Il semble, au moins dans le cas des Taupins, que la température ait une action sur l'activité cinesthésique en délimitant une zone optimum

(entre 5° et 20°C. dans nos observations). De faibles variations n'agissent pas, sauf lorsqu'elles franchissent des seuils. Ainsi les rythmes nycthéméraux semblent principalement induits par les facteurs du milieu et leur indépendance apparente (comme la répétition momentanée du rythme à l'obscurité ou à l'éclairement continu) peut s'expliquer par un simple « fait de persistance » (H. PIERON, 1941).

Comment ces facteurs du milieu agissent-ils?

Certains mouvements rythmiques (activité générale des Axolotls, variation de coloration des Crustacés) semblent dus à l'action de glandes endocrines (hypophyse, glande du sinus).

Chez les Insectes J. E. HARKER (1955) a montré que le rythme d'activité de *Periplaneta americana* L. était induit par le ganglion sous-œsophagien. En effet sa greffe dans des Blattes décapitées et arythmiques provoque la reprise du rythme normal. Dans une autre expérience, J. E. HARKER a mis deux individus en parabiose dont l'un, sans pattes, est fixé sur le dos d'un autre laissé intact. L'individu porteur est choisi parmi des exemplaires ayant perdu leur rythme à la suite d'une exposition à un éclairage constant, tandis que l'animal porté provient d'un lot élevé dans des conditions normales. La paire opérée présente, alors, un rythme normal en éclairage constant.

Ainsi les rythmes d'activité observés chez de nombreux Insectes pourraient être provoqués par une sécrétion interne influencée par des stimulus externes (principalement la lumière) par l'intermédiaire du système nerveux.

Les facteurs extérieurs influençant l'activité de déplacement nous expliquent le fait que les Taupins se rencontrent communément sous les mottes de terre ou des abris pendant le jour pour entrer en activité la nuit. D'autre part, les déplacements de jour (observés par de nombreux auteurs et par nous-mêmes) pourraient trouver leur cause soit dans une élévation de la température (plus de 25°C) qui intensifie l'activité et tend à lui donner une forme anormale avec parfois tentatives de vol (états orageux); soit dans une diminution de l'éclairement ⁽¹⁾ ce qui confirmerait les observations de M. V. BRIAN sur la relation entre la réduction de l'intensité lumineuse par les nuages et l'apparition d'une certaine activité chez les *Agriotes*.

B. — DÉPLACEMENT ET DISPERSION

La nature et l'importance du déplacement des imagos d'*Agriotes* ont été étudiées par quelques auteurs. M. S. GHILAROV (1941), travaillant dans les environs de Moscou sur *A. obscurus* et *A. lineatus*, a mon-

(1) Chez certains Orthoptères ayant des chants de nuit différents de ceux de jour, on a observé une même relation entre le chant et la réduction de la luminosité par les nuages (E. T. NIELSEN, 1938, chez *Phaneroptera curvicauda* de G., *Tettigonia cantans* Fues. etc...)

tré une nette préférence de ces Insectes pour certaines cultures. Or, les parcelles utilisées pour ces expériences étaient grandes (180 m²) par rapport aux possibilités de déplacement à la marche et comme la surface totale, sur laquelle avait lieu l'expérience, était de grandes dimensions (8 parcelles), il semblerait que les possibilités de déplacement (marche ou vol) soient étendues. En fait, nous avons vu que le vol était rare et exceptionnel; on peut donc penser que les déplacements à la marche dans ce cas furent assez importants. H. C. GOUGH et A. C. EVANS (1942) ont indiqué à la suite de piégeage d'animaux marqués que, dans un champ de Blé, les déplacements à la marche n'excédaient pas une trentaine de mètres. Enfin, V. BRIAN utilisant une méthode de marquage radioactif, remarque que les déplacements sont de peu d'importance dans la majorité des cas, soit de l'ordre de quelques centimètres, tandis qu'occasionnellement ils peuvent atteindre plusieurs mètres.

I — Techniques d'étude

Les différents auteurs qui ont étudié le déplacement et la dispersion des Insectes ont fait appel à diverses méthodes de marquage. Les plus courantes sont les mutilations et les marques colorées. Récemment des poudres fluorescentes ont été aussi utilisées ainsi que des éléments radioactifs. GOUGH et EVANS marquèrent leurs *Agriotes* à l'aide d'une peinture séchant vite. Par contre BRIAN (1947) appliqua une méthode qui consiste à placer du sulfate de Radium en sandwich entre deux fines

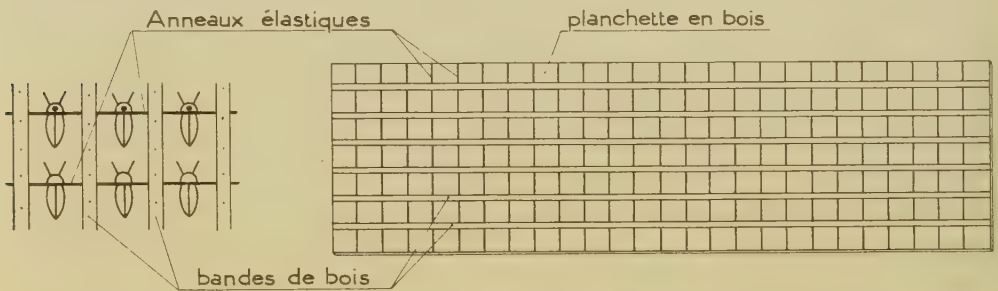


FIG. 16. — Appareil de contention.

feuilles d'aluminium de deux millimètres et à l'insérer sous les élytres de l'adulte avec de la résine adhésive. L'ensemble du dispositif pèse 2 mmg (le poids moyen d'une femelle d'*obscurus* étant de plus de 36 mmg) et ne semble pas incommoder l'animal. La localisation des individus marqués est faite avec un tube de Geiger-Muller à décharge électronique qui détecte et localise les radiations.

Dans nos essais nous avons procédé avec des marques colorées. Ces dernières sont préparées en mélangeant des colorants employés en micro-

graphie dans une solution de colophane dans l'acétone. Pour marquer rapidement un grand nombre d'individus nous avons utilisé un 'appareil de contention consistant en une planchette de bois sur laquelle étaient tendus des anneaux élastiques.

2. — Résultats des observations et expériences.

Nous avons suivi des imagos durant certaines journées favorables (cf. infra) et pendant la nuit (à la lumière rouge). Toutes nos observations qui portaient parfois sur une dizaine d'heures consécutives semblent indiquer que les déplacements à la marche excèdent rarement une douzaine de mètres à partir du point de départ. En effet, l'animal se déplace sur une surface très restreinte revenant souvent sur ses pas ou n'exécutant aucun mouvement. Une expérience avec des imagos marqués a eu pour but de se rendre compte de leur possibilité de dispersion. Du 4 au 5 mai 1 100 individus marqués (500 *obscurus* ; 500 *lineatus* ; 100 *sputator*) furent apportés en un point d'un champ. Des notations journalières furent faites pendant plus d'un mois, en les cherchant à vue dans les champs et notant leur présence dans les bottillons-pièges disposés autour du lieu d'infestation. La plupart des imagos furent toujours retrouvés très près de ce lieu (10 à 15 cm), les autres le furent aux distances suivantes :

Date	Espèce	Distance du lieu d'infestation
5 juin	1 <i>obscurus</i>	40 m.
6 »	3 <i>obscurus</i>	40 m.
6 »	1 <i>obscurus</i>	20 m.
7 »	2 <i>lineatus</i>	20 m.
	1 <i>lineatus</i>	40 m.
10 »	1 <i>obscurus</i>	40 m.
	1 <i>lineatus</i>	40 m.
	1 <i>obscurus</i>	20 m.
10 »	1 <i>obscurus</i>	80 m.
13 »	1 <i>lineatus</i>	20 m.

3. — Discussion et Conclusions.

Ainsi la plus grande distance parcourue en ligne droite par un imago d'*Agriotes* ne dépasse pas 100 mètres dans nos expériences. Ces résultats confirment donc en grande partie les conclusions des travaux anglais qui indiquaient au plus 30 mètres (GOUGH et EVANS) ainsi que les travaux américains sur *Agriotes mancus* SAY (W. A. RAWLINS, 1940).

En fait si nous cherchons la distance théorique pouvant être parcourue par un imago d'*obscurus* pendant 2 mois dans une cage d'actographe nous arrivons au calcul suivant :

Distance journalière parcourue (moyenne de 3 jours) : 34 m.

Distance théorique parcourue en 2 mois (vie moyenne d'un imago) : 680 mètres.

Or il est très peu vraisemblable, et toutes les observations le confirment, que les imagos marchent en ligne droite, de plus il y a des jours sans aucun déplacement. Il semble donc que la distance d'une centaine de mètres soit un maximum exceptionnel. Nous pouvons penser avec BRIAN (1947) que la plupart des déplacements de Taupins sont de faible amplitude (au plus de l'ordre de quelques mètres). Des mouvements de plus grande amplitude (une centaine de mètres) orientés dans une direction et continués plusieurs jours seraient rares.

Il est bien évident que ces conclusions sont d'un réel intérêt et permettent de mieux approfondir l'écologie de ces Insectes.

CHAPITRE III

SAUT — MÉCANISME ET ROLE DANS LE COMPORTEMENT

Le saut est une manifestation très particulière de l'activité cines-thésique. Chez les *Agriotes*, comme chez la plupart des Elaterides, cette manifestation prend place épisodiquement dans le comportement. Généralement répandu dans cette famille de Coléoptères, le saut permet à ces insectes de s'élever de plusieurs centimètres au-dessus de la surface sur laquelle ils se trouvent. Cette faculté est plus ou moins développée suivant les espèces : poussée à l'extrême chez certains : *Hypolithus*, *Zoroehrus mechanicus* Fl., *Ampedus ruficeps* Muls. et *Anchastus acuticornis* Germ. elle est plus rarement utilisée chez les *Denticollis* et *Portmidius austriacus* Schrk. pour ne citer que quelques exemples.

Le mécanisme de l'appareil saltateur ainsi que le déterminisme du saut chez les Taupins ont depuis longtemps attiré l'attention des naturalistes et des biologistes. Nous avons, quant à nous, étudié exclusivement le cas des *Agriotes*. Nous examinerons d'abord l'aspect morphologique de l'appareil, puis son mécanisme, enfin nous relaterons quelques expériences réalisées en vue d'apporter une contribution à l'étude du déterminisme du saut.

1. — Étude morphologique et anatomique de l'appareil saltateur.

L'étude morphologique de l'appareil saltateur des *Elateridae* a été faite par quelques auteurs (SCHOLZ, PROCHNOW, THILO, CUENOT, JEUNIAUX, BINAGHI). Chez les *Agriotes* nous avons retrouvé les différentes pièces essentielles qui constituent une différenciation particulière de la partie sternale du prothorax et du mésothorax.

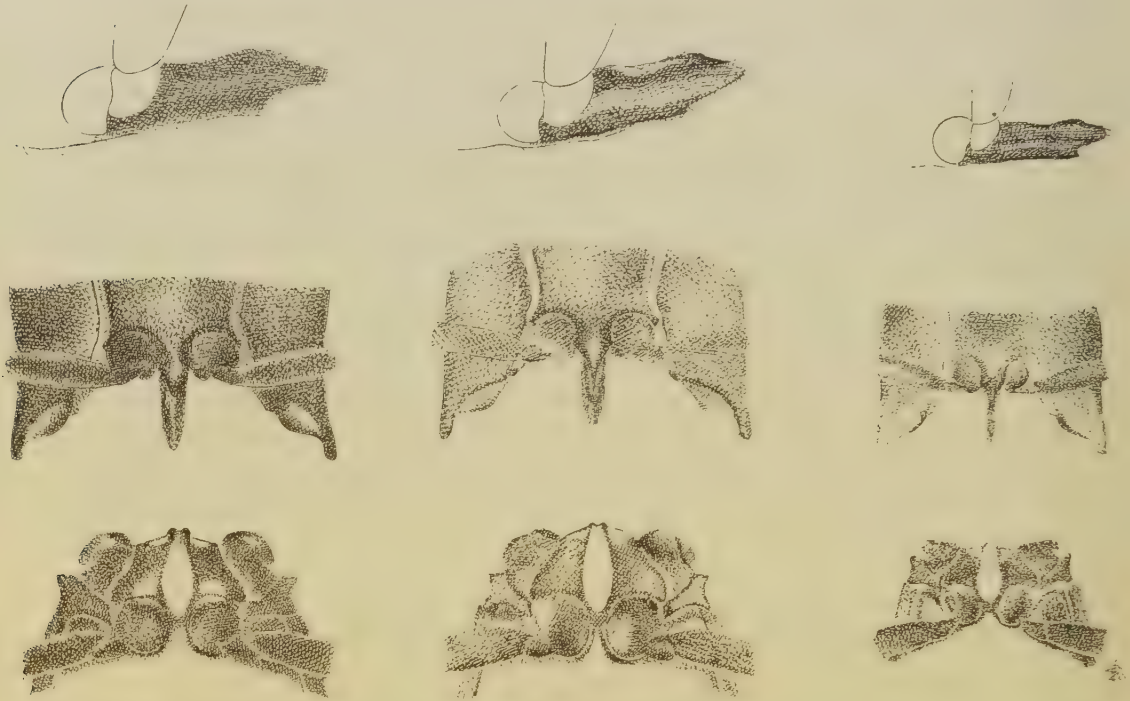
Chez les *Elateridae*, en effet, le prosternum est prolongé à l'arrière par une pointe qui fait saillie entre les hanches de la première paire de pattes. Cette disposition se retrouve chez un certain nombre de Coléoptères du groupe des *Sternoxia* et aussi chez quelques *Dytiscidae*. Cette pointe prosternale est logée dans une cavité du mésosternum. L'originalité des Elatérides réside essentiellement dans le fait de la mobilité de cette pointe et de sa conformation particulière permettant le saut.

Vue de profil cette pointe présente une partie distale à peu près conique à pointe émoussée et hérissée de petits poils courts ; sur la face ven-

trale la partie distale est séparée de la partie proximale par une légère saillie (« butoir » de CUENOT ; « seuil » de JEUNIAUX) qui joue le rôle de cran d'arrêt dans le mécanisme du saut ; la région dorsale présente une crête polie et très lisse (« glissoire » de CUENOT).

La cavité creusée dans le mésosternum et dans laquelle se loge la pointe est longuement incurvée à l'intérieur du mésothorax. Elle est fermée par un tégument souple, assez élastique. Sur un individu vivant l'élasticité de la membrane peut être facilement contrôlée en faisant péné-

POINTES PROSTERNALES ET CAVITÉS MÉSOSTERNALES DE



A. obscurus L.

A. lineatus L.

A. sputator L.

FIG. 17.

trer la tête d'une épingle dans la cavité. Le bord antérieur de la cavité forme un bourrelet saillant sur lequel la saillie de la pointe prothoracale vient buter. La voûte de cette cavité présente deux parties polies séparées par une étroite dépression tapissée de poils courts.

En séparant prothorax et mésothorax on peut remarquer sur le côté postérieur du premier des saillies auxquelles s'opposent des fossettes sur le mésothorax. Cet ensemble est complété par une autre coaptation sur laquelle les auteurs ont en général fort peu insisté. C'est une pièce chitinisée de conformation particulière située à la base du mésonotum, avant

le scutellum. Cette pièce nous paraît être l'équivalent du *scutum*, très réduit chez les Coléoptères, qui subit chez les *Elateridae* une véritable spécialisation. G. BINAGHI (1942) l'a interprétée comme le « *prescutum* », mais il semble plus logique de la tenir comme le *scutum* lui-même. En effet ce sclérite qui est si important chez certains ordres d'Insectes ne peut avoir complètement disparu au profit d'une pièce que l'on ne reconnaît que lorsque le scutum prend un grand développement. Quoi qu'il en soit ce sclérite se trouve chez les *Agriotes* dans un plan inférieur par rapport au scutellum et présente une surface lisse et fortement concave qui répond à une saillie de la partie postérieure du pronotum.

Cette morphologie des deux premiers segments thoraciques permet le jeu caractéristique du prothorax et du mésothorax qui peuvent ainsi former un angle presque droit, au moment du saut. Chez *Arrhaphes dip-tychus* Cand. Elateride d'Extrême-Orient, la conformation des pièces est encore plus accentuée et le prothorax se replie à angle droit sur la face ventrale, tandis que la forte dépression du scutum assure un mouvement de même ampleur dans l'autre sens ce qui laisse supposer une violence de détente fortement accrue.

Sur le plan musculaire on peut distinguer trois muscles principaux qui jouent un rôle au moment du saut. D'abord le muscle élévateur du prothorax (mep) qui occupe la partie dorsale du prothorax et s'insère sur un apodème situé à la base du scutum pour s'implanter largement dans la partie antérieure du prothorax. Ensuite le muscle rétracteur du prothorax (mrp) qui occupe la partie moyenne du prothorax et dont l'une des extrémités se trouve fixée sur un apodème long et fin situé à la base de la pointe prosternale et l'autre extrémité s'accrochant au fond de la cavité mésosternale. Enfin au milieu des nombreux muscles qui s'insèrent sur l'apodème long et fin mentionné plus haut, on reconnaît un muscle remarquable par son volume et sa robustesse : le muscle rétracteur de la tête (mrt) dont l'autre extrémité va rejoindre la base de la tête.

2. — Mécanisme du saut.

On peut décomposer le saut en trois temps : d'abord une élévation du prothorax, puis une pression de ce dernier sur le reste du corps, enfin la projection de l'animal au-dessus de la surface sur laquelle il se trouve.

Dans un premier temps, le muscle élévateur du prothorax se bande : tête et prothorax se trouvent élevés et la pointe prosternale sort de la cavité mésosternale ; la partie postérieure du pronotum vient alors s'imbriquer étroitement dans la cavité formée par le scutum concave et les saillies des côtés du pronotum pénètrent dans les fossettes correspondantes du mésonotum.

Dans un second temps la tension des muscles et en particulier du

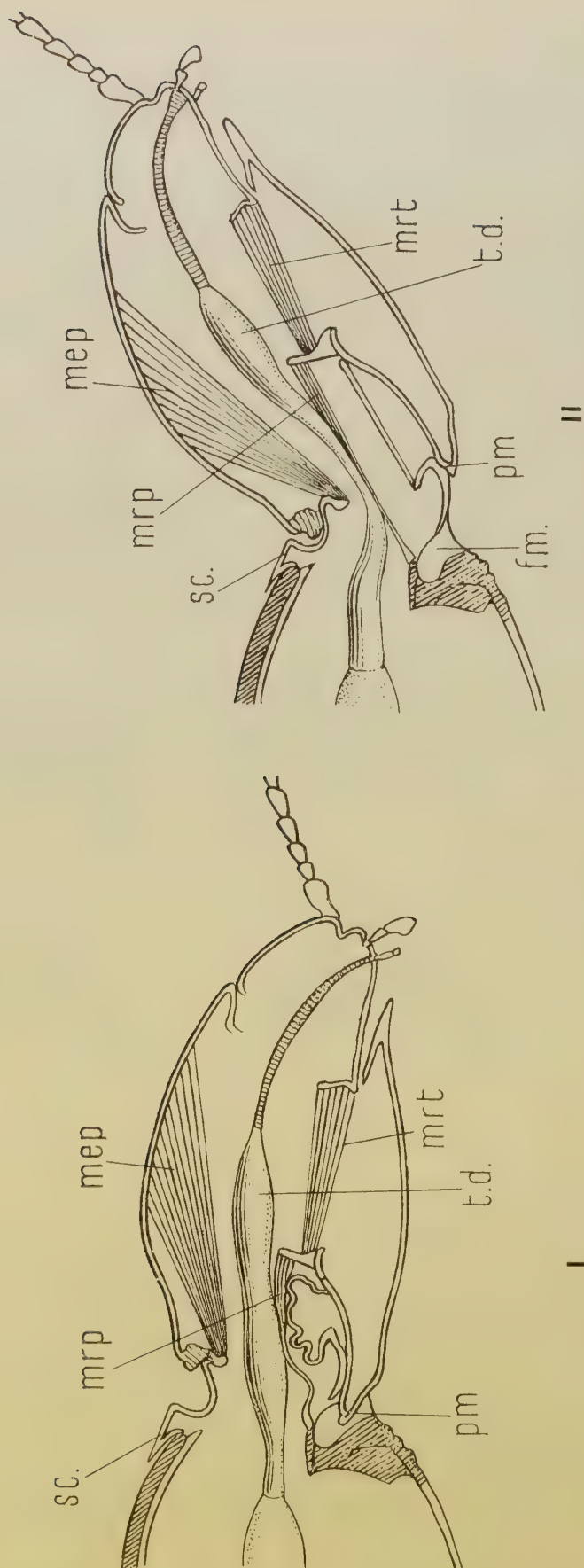


FIG. 18. — Coupe sagittale de l'avant-corps d'un Elateride — I. position normale ; II. au moment du saut (imité de G, Binaghi)

fm : fossette ou cavité mésosternale ; — mep : muscle élévateur du prothorax ; — mrp : muscle rétracteur du prothorax ; — mrt : muscle rétracteur de la tête ; — pm : muscle rétracteur de la tête ; — t.d. : tube digestif

muscle rétracteur du prothorax tend à ramener le prothorax dans sa position antérieure. Un tel mouvement coïncide avec l'arrêt et la pression de la pointe prosternale sur la fossette opposée du mesosternum. Cet arrêt est obtenu par la légère saillie du mucron qui vient buter contre le bourrelet saillant de la cavité mésosternale.

Dans un troisième temps, la tension des muscles persistant, le « buitoir » glisse en produisant un claquement caractéristique et la pointe prosternale, guidée par les surfaces polies, entre avec une extrême rapidité dans la cavité mésosternale. Le mouvement est alors arrêté par l'arrivée de la pointe sur le bourrelet de la cavité mésosternale et par les rebords latéraux du prosternum et du métasternum. L'insecte est alors projeté en l'air.

Il est, malgré tout, difficile de se rendre exactement compte des causes réelles d'un tel effet. Les différents auteurs qui ont étudié ce phénomène se partagent en deux groupes. Pour les premiers, H. LANDOIS (1874) et HESSE (1910), le Taupin au moment où il ajuste la pointe prosternale au bord du mesosternum, « creuse son dos » c'est-à-dire qu'il détermine une certaine concavité de la face dorsale, de sorte que le bord postérieur du pronotum et le bord antérieur des élytres sont légèrement surélevés et ne touchent pas le sol. La pénétration brusque de la pointe dans la cavité est accompagnée d'un renversement de situation : le dos, concave devient subitement convexe. Le bord postérieur du pronotum viendrait alors frapper le substrat avec une force considérée par ces auteurs comme suffisante pour lancer l'Elateride dans l'air.

Par contre voici d'après JEUNIAUX (1950) l'opinion de O. THILO (1915) et O. PROCHNOW (1915). Ces auteurs pensent que le choc du dos du prothorax contre le sol n'est jamais tellement violent et que parfois même il ne se produit pas. Ils proposent alors une explication différente. Une force de réaction doit prendre naissance à la suite du choc occasionné par le brusque arrêt de la base de la pointe prosternale contre le bourrelet saillant du bord antérieur de la cavité et par la butée des saillies du prothorax dans les fossettes mésothoraciques. C'est par contre-coup que l'animal est lancé verticalement en l'air ce qui, d'autre part, détermine une rotation du corps autour d'un point fixe (tête ou extrémité de l'abdomen suivant les cas). L'intensité et la direction de cette force de réaction dépendraient en partie de la résistance du substrat et de l'élasticité des élytres.

Devant ces explications plus ou moins satisfaisantes du mécanisme du saut nous avons tenté d'apporter une contribution en utilisant l'enregistrement cinématographique. Cette tentative fut réalisée avec M. Jean PAINLEVÉ, Directeur de l'Institut de Cinématographie scientifique, et s'est heurtée à des difficultés techniques. Voici le rapport de ces essais :

« L'instantanéité du saut à analyser impliquait l'emploi d'un enregistrement à grande vitesse ; des essais furent effectués avec la « High Speed Kodak » 16 mm, à 2 000 Images-Seconde (ce qui donne un ralenti de 120 fois à la projection de 16 Images-Seconde). Ce ralenti aurait été nettement insuffisant si différents facteurs n'avaient empêché d'autre part d'obtenir le moindre résultat.

Les caméras grande vitesse n'ont pas de visée réflexe permanente. La Debie G. V. a un prisme que l'on escamote pour la prise de vue, mais elle atteint seulement 240 Images-Seconde, de sorte que pour tout objet qui ne peut être mis au point et cadré par les procédés parallaxiques et viseurs ordinaires, on est obligé de placer le film *après* la mise au point et le cadrage. Cela demande un certain temps et si le phénomène ne reste pas en place avant l'action qu'on attend de lui, il sort du champ ou n'est plus au point. C'est le cas chaque fois que l'on doit employer un objectif de microscope (ici un faible : double zéro, par exemple) ou un long foyer (100 mm, par exemple) porté comme loupe au-delà de sa distance focale. On pourrait aménager, lorsqu'on en a la place, une visée latérale si l'objectif est suffisamment éloigné de la pellicule : une lame ultra-mince, à 45°, réfléchissant une partie de la lumière. Malgré la minceur de la lame, un trouble par image secondaire est à redouter sur la pellicule et on craint toujours d'enlever de la lumière. Cependant, dans l'avenir, pour de tels essais, il faudra absolument avoir un système de visée réflexe, permanent ou instantanément escamotable.

La taille du taupin exigeait sur la pellicule 16 millimètres un grossissement d'au moins deux fois pour essayer de percevoir quelque indication sur le jeu relatif du pro et du mésosternum. La tolérance de mise au point étant très faible le moindre déplacement de l'animal en profondeur le rendait flou. D'autre part, il sortait du champ de visée s'il bougeait latéralement avant le saut.

L'animal opaque et uniformément sombre, ne pouvait être éclairé par devant, la quantité de lumière nécessitée pour voir par réflexion la surface entièrement absorbante l'aurait grillé tout de suite. On a donc pu seulement le silhouetter avec une lampe à arc placée derrière lui, lampe de 10 ampères 750 watts dont le faisceau condensé sur le sujet par une demi-boule, traversait une cuve à eau. Malgré celle-ci, l'intensité lumineuse, brusquement dévoilée au moment où l'on pensait que le taupin placé sur le dos allait sauter, provoquait un trouble de comportement, ce qui rendait aléatoire tout pronostic. On ne pouvait cependant laisser en permanence l'éclairage maximum sans danger pour le taupin, lequel d'ailleurs quittait le champ éclairé en glissant sur le dos. La seule lumière supportable étant d'autre part très loin du maximum indispensable pour la prise de vue, le trouble aurait sans doute été le même si on avait préalablement éclairé l'animal par une partie du faisceau seulement.

Une solution d'avenir serait la succession d'éclairs électroniques assez puissants et synchrones de la prise de vue.

En supposant ces problèmes résolus, il reste des problèmes de base. A 2 000 Images-Seconde, les 15 mètres défilent en 1 seconde, temps de lancement compris. Il faut que la pellicule ait atteint sa vitesse maximum de déplacement au moment où le saut a lieu. En ce qui concerne nos essais, le saut eut lieu généralement avant ou après le déroulement de la pellicule.

Mais il y a plus grave : si le plan du saut n'est pas exactement perpendiculaire à l'axe de l'objectif, il y a flou de mise au point. S'il est perpendiculaire à l'axe de l'objectif, il y a, pour la vitesse envisagée, flou panoramique, flou de « filage ». Il faudrait une vitesse de 15 000 images par seconde (appareil de

laboratoire avec 1 mètre de pellicule au maximum) pour avoir une succession d'images nettes.

Nous avons relevé en effet une image (la seule où le taupin soit en action) qui présente le saut du taupin sous l'aspect d'une ligne presque diagonale vers un angle supérieur du cadre-image, au moment où la pellicule était à 500 Images-Seconde. On pourrait en conclure que l'animal a franchi un centimètre, hauteur de l'image 16 mm en 1/1000 de seconde.

Pour filmer le saut total, il faudrait prendre un objectif normal de 25 millimètres. Le taupin ne serait qu'un point dont on suivrait la trajectoire. A 3 ou 4 000 Images-Seconde, on devrait avoir un enregistrement utile. Mais pour les détails du départ, le grossissement exige une bien plus grande vitesse — et un éclairage en conséquence de cette vitesse et de la faible luminosité des images, même simplement macroscopiques.

A titre indicatif, sur les 10 bobines de 15 mètres, trois défilèrent avant le saut, trois après le saut, deux défilèrent avec immobilité de l'animal, une alors qu'il avait dévié hors du champ, et enfin une portant l'image en question. »

(J. PAINLEVÉ).

Ces résultats négatifs laissent pratiquement inexpliqué le mécanisme du saut et montrent toutes les difficultés d'une telle entreprise. De nouveaux essais mériteraient d'être tentés à l'aide d'appareils plus perfectionnés comme le stroboscope électronique.

3. — Expériences sur le déterminisme et le comportement.

Bien que le saut des Elatérides représente un fait d'observation courante son déterminisme n'a pas fait l'objet de recherches approfondies. La constatation commune d'un individu qui, mis la face sternale vers le ciel, sur la paume d'une main ouverte, se retourne grâce au saut a favorisé l'idée d'une « utilité » bien précise de ce comportement. Avant d'exposer quelques expériences que nous avons réalisées pour préciser certains aspects du saut, il nous semble d'abord indispensable de décrire le comportement de l'animal dans les conditions naturelles.

a) COMPORTEMENT NORMAL D'UN AGRIOTE EFFECTUANT UN SAUT.

Il faut d'abord remarquer que le rythme d'activité des *Agriotes* étant surtout nocturne, on rencontre rarement ces Insectes pendant le jour. Les journées favorables aux déplacements (*cf. supra*) sont des journées chaudes ou orageuses pendant lesquelles ces animaux semblent montrer une activité anormale. Si, dans ces conditions, nous saisissons un individu et le plaçons sur le dos, il s'immobilise, puis après quelques secondes commence à agiter ses pattes et ses antennes avec rapidité, de plus, dans de nombreux cas, il tente d'écarter ses élytres. Tout ce manège aboutit souvent, si l'insecte est posé sur le sol, à lui faire rencontrer une aspérité quelconque à laquelle ses pattes s'accrochent et à le faire retour-

ner sans saut. Si le retournement est impossible, l'animal effectue alors un saut qu'il renouvelle jusqu'à son retournement. Parfois, et ce fait mérite d'être noté, l'Elatéride peut sauter en position ventrale. C'est ce qu'a observé R. HOVASSE (1947) chez *Selatosomus nigricornis* Pz. dans des conditions exceptionnelles. C'est en partant de telles observations que nous avons tenté quelques expériences simples.

b) DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL.

En dehors des conditions particulières à chaque expérience, qui seront précisées à l'occasion de chacune d'elles, l'ensemble des essais fut réalisé de la manière suivante : en chambre noire éclairée par un tube fluorescent, à une température variant entre 18°-20° et une hygrométrie d'environ 65 p. 100. Les individus soumis aux expériences provenaient de récoltes faites dans la nature (piégeage par bottillon) et conservés en récipients placés dans des conditions climatiques naturelles. Les indi-

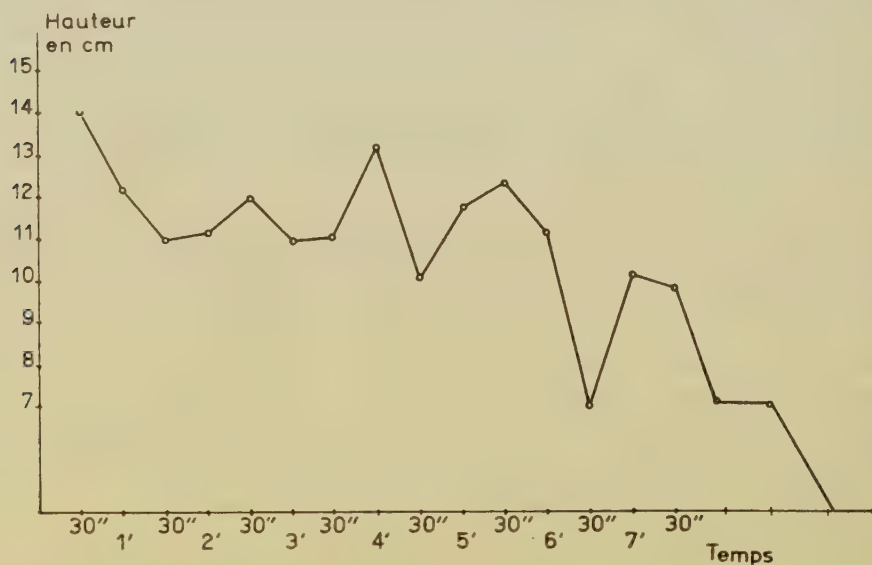


FIG. 19. — Courbe montrant les hauteurs atteintes par des sauts consécutifs (moyenne sur 15 individus) pendant 8 minutes.

vidus furent « expérimentés » moins de huit minutes chacun. En effet, comme l'indique la courbe ci-jointe qui représente la moyenne des hauteurs de saut par tranches de 30 secondes pour 15 individus, il semble qu'une certaine « fatigue » apparaisse après ce laps de temps. Lorsque des comparaisons de substrats furent étudiées nous avons choisi une surface lisse constituée par une carte de bristol ou par une plaque de verre et une surface rugueuse réalisée en collant des grains de sable de rivière sur une feuille de carton.

c) ACTION DE LA TEMPÉRATURE SUR LE SAUT.

Très rapidement nous avons remarqué l'importance du facteur température sur l'activité de saut de nos Insectes. Afin de préciser l'action de ce facteur nous avons réalisé, avec *A. sputator* L. les essais suivants :

1^{er} groupe :

1^o Individus placés pendant 1 h 30 dans une chambre-étuve à 25°C et utilisés immédiatement.

2^o Individus placés pendant 1 h 30 dans une chambre-étuve à 25°C et utilisés un quart d'heure après avoir subi les conditions de la chambre noire d'expérimentation.

3^o Individus provenant directement des bocalx soumis aux conditions naturelles.

2^e groupe :

Même protocole que précédemment mais dans les essais 1 et 2 les individus ne sont laissés qu'une heure en chambre-étuve à 25°C.

Dans toute cette série d'essais, l'activité saltatoire des Insectes était notée par tranches de 30 secondes, l'individu étant placé au départ sur le dos et sur un substrat lisse. Après chaque saut les sujets sont remis sur le dos. On a noté ainsi les quatre possibilités suivantes : fait le mort, agite les pattes, saute, se retourne à l'aide des pattes. Le tableau suivant donne les résultats obtenus en ne tenant compte que du saut.

Activité en fonction de la température (fréquence des sauts).

Temps	Essai 1					Essai 2					Essai 3				
	7/v	10/v	11/v	12/v	14/v	7/v	10/v	11/v	12/v	14/v	7/v	10/v	11/v	12/v	14/v
30''	1	10	17	16	14	4	18	17	16	10	1	11	23	32	20
1'	2	1	14	17	8	13	23	15	20	26	0	3	17	22	2
1' 30''	1	0	20	14	10	13	20	4	18	14	1	2	14	23	11
2'	3	0	16	15	10	9	20	15	13	21	1	6	12	3	24
2' 30''	1	0	14	16	20	6	19	21	14	12	1	4	13	22	17
3'	3	0	16	19	8	5	16	13	14	9	0	5	15	24	12
3' 30''	0	4	18	14	7	4	14	22	10	7	3	11	14	17	14
4'	0	4	17	14	12	12	18	16	11	21	3	15	17	21	16
4' 30''	1	9	16	11	13	5	11	2	5	9	1	15	12	23	13
5'	3	9	20	13	15	1	13	15	18	1	0	18	2	18	16
5' 30''	6	7	16	17	10	6	13	15	13	11	3	15	9	19	13
6'	5	12	20	10	6	1	16	15	7	7	1	18	8	17	11
6' 30''	0	10	15	10	11	0	3	0	0	0	0	13	7	7	8
7'	4	8	16	11	8	5	16	15	5	12	2	12	14	9	9
7' 30''	10	12	13	10	8	10	10	11	11	11	0	7	11	18	9

Les chiffres indiquent le nombre de sauts en 30 secondes. Ils montrent qu'en fait il n'y a pas de différences significatives entre les Insectes

soumis aux conditions climatiques externes et ceux subissant un traitement thermique. La seule différence sensible a lieu le 7 mai, c'est en effet le seul jour où, à l'extérieur, le maximum de température avait à peine dépassé 15°C et la moyenne journalière se situait autour de 10°C, tandis que les jours suivants le maximum atteignait 30°C et même le dépassait.

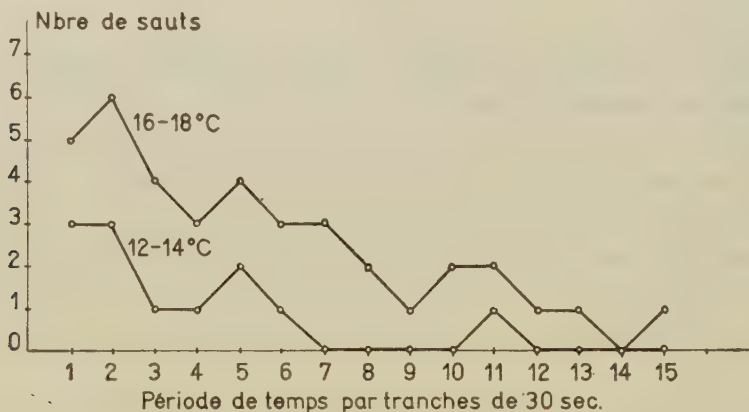


FIG. 20. — Courbes montrant la fréquence des sauts en fonction de la température.

C'est dans le but d'éviter la dépendance des conditions climatiques naturelles et préciser par là même cette action de la température que nous avons maintenu des individus à 12-14°C d'une part et 16-18°C d'autre part. La différence fut alors marquée. Le graphique joint montre clairement l'influence de la température sur la fréquence des sauts et semble situer le seuil favorable vers 16°C.

d) ACTION DU SUBSTRAT SUR LE SAUT.

Dans ces essais les individus sont placés sur le dos sur un substrat lisse (bristol) ou rugueux (sable). On note le mode de retournement (à l'aide des pattes ou par saut) et l'individu est replacé dans sa position première.

Le diagramme présenté résume nos nombreux essais et montre la prédominance des sauts sur une surface lisse (80 p. 100 pour 20 p. 100 de retournement à l'aide des pattes) tandis que sur une surface rugueuse cette prédominance est inversée au profit du retournement à l'aide des pattes (22,5 p. 100 de sauts pour 77,5 p. 100 dans le cas de l'autre mode de retournement).

e) SAUT, FACE STERNALE AU SOL.

Nous avons tenté d'obtenir, puis de rechercher le déterminisme de ce comportement très rarement signalé. Notre premier essai consista à empêcher la marche de l'Insecte en lui fixant un fil de nylon à la patte.

Aussitôt que l'animal est immobilisé il tente de continuer sa marche puis après quelques secondes il saute. Nous avons répété un grand nombre de fois cet essai et toutes les fois, après un temps plus ou moins long, nous avons obtenu le saut, la face sternale au sol. Nous avons ainsi une nouvelle preuve que le saut sur le ventre est parfaitement réalisable. D'autres techniques furent utilisées pour obtenir une gêne ou un arrêt momentané de la marche et dans tous les cas nous avons observé une

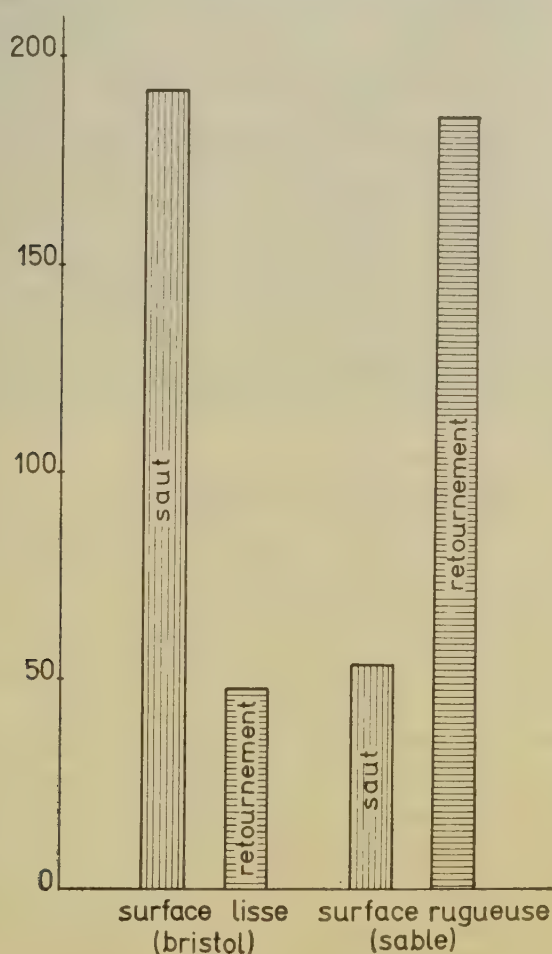


FIG. 21. — Action du substrat sur le saut.

réaction identique. Un de nos essais a consisté à faire circuler des individus sur une surface enduite de colle plus ou moins sèche. Ce dernier essai peut aider à comprendre l'observation de R. HOVASSE sur *Selatosomus nigricornis* Pz. qui sautait sur le « goudron tiède de la route ». On peut penser que le goudron devait coller par endroit à la face inférieure du corps et favoriser ainsi cette réaction de l'Insecte.

Dans le même ordre d'idées nous avons essayé d'obtenir le saut de l'animal en promenant divers leurres, en attouchant les antennes ou en

lançant des éclairs lumineux mais dans tous ces cas nous n'avons jamais obtenu de comportement saltatoire.

f) ABLATION DES APPENDICES.

L'ablation de toutes les pattes et des antennes (à l'exception du premier article) a aussi été opérée et dans ce cas nous avons obtenu la réaction de saut en partant aussi bien de la face ventrale que dorsale.

g) SAUT ET RETOURNEMENT.

Le rôle du saut dans le retournement d'un individu se trouvant la face tergale au sol est le problème qui a le plus préoccupé ceux qui se sont intéressés à la question. Nous avons fait un grand nombre d'essais qui consistaient à noter après chaque saut, pour un individu mis sur le dos, les retournements « réussis » ou « ratés ».

On a observé par exemple cinq séries de 30 sauts d'*Agriotes obscurus* L. en partant de la position dorsale sur un substrat lisse. Les proportions de sauts ayant abouti à la position ventrale sont consignées dans le tableau suivant :

Nombre de sauts	Position ventrale	Position dorsale	Moyennes
53	27	26	0,5094
39	24	25	0,6154
65	30	35	0,4615
58	30	28	0,5172
72	30	42	0,4167

Nous obtenons ainsi une moyenne des moyennes de 0,50404 permettant d'envisager l'hypothèse de l'arrivée de chaque position au hasard avec des probabilités égales. Le test χ^2 permet de vérifier l'accord avec cette hypothèse, on obtient alors $\chi^2 [4] = 2,2745$ ⁽¹⁾ valeur correspondant à une probabilité située entre 65 et 70 p. 100. L'hypothèse de l'arrivée au hasard peut ainsi valablement être retenue et nous nous servons de cette conclusion dans la discussion de ce chapitre.

h) HAUTEUR DU SAUT.

Dans cette expérience les différentes espèces d'*Agriotes* étudiées étaient placées sur le dos au fond d'une éprouvette graduée en millimètres et la hauteur atteinte immédiatement repérée.

$$\begin{aligned}
 {}^{(1)} \chi^2 [4] = & \frac{(27 - 53 \times 0,5)^2}{53 \times 0,5} + \frac{(24 - 39 \times 0,5)^2}{39 \times 0,5} + \frac{(30 - 65 \times 0,5)^2}{65 \times 0,5} + \\
 & \frac{(30 - 58 \times 0,5)^2}{58 \times 0,5} + \frac{(30 - 72 \times 0,5)^2}{72 \times 0,5} = 2,2745.
 \end{aligned}$$

Voici une des séries de résultats soumises à l'analyse statistique. La comparaison des hauteurs de saut moyennes entre les différentes espèces a été faite au moyen du test « t » de *Student-Snedecor*.

	<i>A. obscurus</i>	<i>A. lineatus</i>	<i>A. spulator</i>
Effectif observé.....	30	30	25
Moyennes en centimètres	7,17	10,67	14,88
Écart type de la moyenne	0,226	0,395	0,393
Coefficient de la variabilité	17,29 %	20,30 %	13,21 %

Comparaison	degré de liberté	t observé	t des tables (seuil de 1 %)
<i>obscurus-lineatus</i>	58	7,69	2,683
<i>obscurus-spulator</i>	53	17,04	2,692
<i>lineatus-spulator</i>	53	7,54	2,692

Il apparaît que les différences entre espèces sont toutes très hautement significatives.

4. — Discussion et conclusions.

Au point de vue du comportement, dans les conditions naturelles, nous avons montré que le saut était une activité à caractère exceptionnel. Il peut avoir lieu aussi bien en partant de la face ventrale que de la face dorsale. Il n'apparaît dans le jour que durant les journées chaudes et orageuses et toutes les fois que l'animal est arrêté (pour une cause quelconque) dans sa marche. Quand l'Insecte est sur le dos il agite rapidement les pattes, ce qui, la plupart du temps lui fait rencontrer des aspérités auxquelles ses pattes s'accrochent. Si cette circonstance ne se trouve pas réalisée on observe alors l'activité saltatoire. La température semble avoir une influence prépondérante sur le déclenchement de cette activité qui, au-dessous de 10°C est pratiquement nulle. Ces observations ont été confirmées par des expériences de laboratoire. La seule différence, entre les trois espèces, que nous ayons notée dans le comportement est la hauteur du saut de chacune d'elles. Il est très vraisemblable que cette différence a une explication morphologique.

Nous avons examiné l'appareil de saut qui montre une adaptation à cette fonction. Il possède une structure générale que l'on rencontre dans d'autres familles de Coléoptères (*Buprestidae*, *Dytiscidae* etc...). On peut ainsi penser qu'au point de vue évolutif c'est à partir d'une structure du type *Sternoxia*, c'est-à-dire avec un pronotum possédant une pointe qui pénètre dans une cavité du mésosternum, que l'appareil

de saut des Elatérides a pu se spécialiser. Ce pourrait être principalement le développement de certains muscles qui a permis le fonctionnement d'un tel appareil caractérisé essentiellement par la mobilité du prothorax par rapport au reste du thorax et de l'abdomen.

On a souvent parlé de l'« utilité » du saut des Taupins et il est bien certain qu'envisager une telle hypothèse nous place sur le terrain du finalisme ⁽¹⁾ ; il est cependant intéressant de souligner que nos expériences semblent indiquer que seul le hasard joue dans l'arrivée sur une des faces (dorsale ou ventrale). Il semble que nous soyons en présence d'un dispositif sur l'origine duquel il est difficile de se prononcer mais qui peut fortuitement jouer un rôle dans la reprise d'une activité interrompue.

D'autre part insistons encore sur le fait que l'Insecte n'utilise, dans les conditions naturelles, qu'exceptionnellement cette faculté et que s'il tombe sur le dos il arrive la plupart du temps à se retourner à l'aide de ses pattes. Des expériences réalisées, au laboratoire, sur différents substrats ont confirmé nos observations dans la nature. Par contre lorsque la température est élevée ou que l'Insecte rencontre une entrave dans son activité de déplacement, et ce, aussi bien en partant de la face sternale que de la face tergale, il lui arrive plus souvent de faire fonctionner son appareil de saut.

⁽¹⁾ Il est, par exemple, curieux de trouver sous la plume de C. HOULBERT (1921) l'opinion suivante concernant le but de cette faculté : « toutefois ces Insectes n'utilisent cette propriété que lorsqu'ils sont sur le dos ; ils remédient ainsi à la brièveté de leurs pattes, qui ne leur permettraient pas de se relever » !

CHAPITRE IV

QUELQUES ASPECTS DE L'ALIMENTATION

D'après ce que nous avons vu concernant l'importance des déplacements, il apparaît vraisemblable qu'un grand nombre d'imagos sont incapables de quitter les champs dans lesquels ils ont émergé au printemps. Il nous a semblé intéressant, par conséquent, de connaître le régime des adultes et l'effet de celui-ci sur leur vie et en particulier leur reproduction.

L'alimentation de ces Insectes a été rarement observée dans la nature. L. MESNIL (1935) signale que leur régime est mi-carnivore, mi-végétarien, qu'ils absorbent volontiers des fragments d'épiderme de Céréales et qu'ils sont avides de matières animales fraîches ou altérées tels que chenilles écrasées, Insectes blessés, fragments de ver de terre. D'après GUENIAT (1934), ils se nourrissent fréquemment aux dépens de grains de Céréales de printemps en germination dans le sol (observations dans la nature) et de tranches de tubercules de Pomme de terre, de feuilles de Blé, d'Orge, d'Avoine, de Salades, de Trèfle, de fleurs d'Ombellifères. Pour M. COHEN (1940) les fragments de feuilles de Graminées sont préférés aux Trèfles blanc et rouge, dans les conditions du laboratoire.

I. — Nature et importance de l'alimentation.

Nos observations de nuit dans la nature ont montré, que l'alimentation se faisait surtout aux dépens des feuilles de diverses plantes et plus spécialement des Graminées. Nous avons souvent observé les adultes au cours de leur activité nocturne mâchonnant des feuilles.

Il est possible de faire varier la nourriture donnée aux individus en cage et de mesurer journellement la quantité de feuillage consommée. La méthode de mesure, déjà employée par de nombreux auteurs (GIBSON, CORHAM, HUDSON et FLOCK, TROUVELOT, etc.), consiste à reporter sur une feuille de papier millimétré les parties ingérées par l'insecte et de calculer ainsi la surface mangée en millimètres carrés.

Cette méthode a été employée de façon suivie et pendant 3 années avec des folioles de Trèfle incarnat et de Pomme de terre, des portions de feuilles de *Dactylis glomerata* L.

Les moyennes de la surface totale ingérée en deux mois par individu ont été les suivantes :

Nourriture	1948	1949	1950
Folioles de trèfle incarnat	89,7 mm ²	87,7 mm ²	96,4 mm ²
Feuilles de dactyle.....	43,6 mm ²	12,9 mm ²	26 mm ²
Folioles de pomme de terre	15,3 mm ²	28,4 mm ²	10,5 mm ²

Ces chiffres montrent une nette préférence pour le Trèfle Incarnat.

D'autres expériences ont été réalisées avec une alimentation composée de végétaux plus variés. Dans toutes ces expériences, comme dans les précédentes, l'aliment est changé quotidiennement afin qu'il soit toujours en état de fraîcheur. Comme dans les épreuves antérieures il ne s'agit pas pour l'Insecte d'opérer un choix entre plusieurs nourritures celui-ci n'ayant à sa disposition qu'un seul type d'aliment. Voici quelques résultats qui représentent l'alimentation journalière par lot :

Avoine	8,66 mm ²
Pois	6,99 mm ²
Trèfle incarnat (cult.)	5,64 mm ²
Trèfle rampant (<i>Trifolium repens</i> sauvage)	0,09 mm ²
Trèfle violet de Bretagne (cult.)	2,78 mm ²
Artichaut	0
Menthe	0

Les différences marquées entre les « Trèfles » nous ont engagé à comparer d'une façon plus suivie l'alimentation des adultes sur ces Légumineuses. Pour ce faire nous avons utilisé le Trèfle incarnat (cultivé), le Trèfle violet de Bretagne (cultivé) et *Trifolium repens* L. (sauvage) et avons maintenu 5 adultes d'*A. obscurus* avec chaque espèce de Trèfle pendant 3 semaines, puis la nourriture fut intervertie les mêmes adultes se trouvant en présence d'un Trèfle différent de celui auquel il était habitué auparavant.

Les surfaces ingérées furent les suivantes :

Trèfle Incarnat.....	50,8 mm ²
Trèfle violet de Bretagne	19,5 mm ²
Trèfle rampant (<i>Trifolium repens</i>)	0,85 mm ²

Ces résultats, qui confirment ceux obtenus précédemment, indiquent une préférence marquée pour le Trèfle incarnat et une alimentation presque nulle aux dépens de *Trifolium repens*. Nous n'avons pas poussé plus loin les observations ce qui ne nous permet pas de préciser les causes de cette différence. Cependant, il est intéressant de rappeler que le Trèfle incarnat est une variété à pilosité foliaire très dense, tandis qu'elle est moins forte dans le Trèfle violet de Bretagne et presque nulle chez *Trifolium repens*. Il est aussi curieux de noter que *Trifolium repens* est très répandu dans

les pâtures semi-permanentes de la région bretonne tandis que les autres Trèfles se rencontrent dans les assolements culturaux.

Parmi les aliments d'origine végétale qui sont bien acceptés par les imagos d'*Agriotes*, il faut indiquer les fragments de tubercules de Pommes de terre et les grains de Blé germés. Il semble dans ces derniers cas, en dépit de l'importance de prise de nourriture, que nous soyons en présence d'un type d'alimentation peu courant dans la nature surtout en ce qui concerne les tubercules de Pommes de terre. La partie aqueuse et certains éléments chimiques identiques ou voisins de ceux se trouvant dans les feuilles de Graminées ou de Légumineuses sont peut-être responsables de cette prise de nourriture.

Nous avons pu confirmer les observations de L. MESNIL concernant le régime carnivore. Nous avons vu au Laboratoire les adultes sucer des fragments d'Invertébrés (principalement Lombric et larves de Tipule) et même des cadavres de Vertébrés.

Ces observations montrent avec netteté que le régime des imagos d'*Agriotes* est essentiellement végétarien (feuilles de Graminées et de Légumineuses) et que l'alimentation aux dépens de matières animales fraîches ou altérées est exceptionnelle.

2. — Influence de l'alimentation sur la fécondité.

Afin de mettre en évidence une influence de l'alimentation sur la fécondité des *Agriotes* nous avons réalisé un certain nombre d'expériences au laboratoire. Ces expériences ont été conduites avec les 3 espèces communément rencontrées dans les champs ; cependant, il est important de remarquer que *A. sputator* pond très rarement en laboratoire. C'est pourquoi nous ne tiendrons surtout compte que des résultats obtenus avec les deux autres espèces. Tous les essais dont nous parlerons ont été conduits avec des adultes recueillis dans la nature aussitôt après leur émergence et qui n'avaient pratiquement pas commencé à s'alimenter. Ils furent mis en expérience au début du mois de mai et conservés jusqu'à leur mort c'est-à-dire observés pendant un mois et demi à deux mois. L'aliment présenté était changé tous les deux jours.

a) Dans une série d'essais qui furent répétés pendant 3 années nous plaçons 15 individus de chacune des trois espèces dans une boîte de Pétri (grand format) dont le fond était recouvert de papier-filtre. L'hygrométrie était maintenue assez élevée par l'adjonction journalière de quelques gouttes d'eau et une petite plaque d'ardoise était placée dans chaque boîte afin de permettre la ponte (les femelles pondent préférentiellement sous ces abris, de plus les œufs sont très faciles à compter en raison de l'opposition des teintes). L'alimentation fut la suivante :

- 5 grains de Blé germé ;
- 1 fragment de tubercule de Pomme de terre ;
- 5 portions de feuilles de Dactyle (*Dactylis glomerata*) de 3 centimètres environ.

La première année nous avons mis des fragments de Ver de terre à la place du Dactyle. Deux groupes d'essais furent conduits l'un à la température du laboratoire (c'est-à-dire avec des variations diurnes et nocturnes d'une part et journalières d'autre part) ; l'autre à une température constante (minimum 19°C ; maximum 22° C.). Les relevés, effectués tous les deux jours, permettaient de compter les morts, d'identifier leur sexe (cette identification ne peut se faire que par l'examen des organes génitaux, la morphologie externe ne permettant pas de distinguer les sexes), de dénombrer les œufs pondus et ceux restant dans l'abdomen des femelles mortes afin de mettre en évidence l'influence de l'alimentation sur la fécondité.

Voici les principaux résultats obtenus en considérant la moyenne des œufs pondus par femelle.

Alimentation	<i>A. obscurus</i>	<i>A. lineatus</i>
Blé germé	35	14
Pomme de terre	27	17
Ver de terre	7	5
Sans alimentation	12	5

Ces résultats joints à ceux des tableaux plus développés ci-contre montrent une nette influence de l'alimentation sur la fécondité. C'est ainsi que dans tous les cas le nombre d'œufs pondus par les femelles d'*Agriotes obscurus* n'ayant reçu aucune alimentation est très faible (moyenne par femelle n'atteignant 12 que dans le second tableau). L'alimentation « Ver de terre », qui n'a pas été poursuivie, semble n'exercer aucune action particulière sur la fécondité. Les feuilles de Dactyle semblent à peine meilleures à ce point de vue. Par contre « Blé germé » et « fragments de Pomme de terre » paraissent exercer une action favorable sur la fécondité.

b) Dans une autre série d'essais, qui furent aussi répétés 3 années, nous utilisions de grands pots emplis de terre et recouverts d'une bonnette en toile métallique. Vingt adultes étaient placés dans chaque pot.

L'alimentation était composée de :

- 20 grains de Blé germé ;
- 5 feuilles de Trèfle frais ;
- 5 folioles de Pomme de terre ;
- 10 portions de feuilles de Dactyle.

Un lot était laissé sans alimentation. L'humidité était maintenue

TABLEAU I

Influence de l'alimentation sur la fécondité, 1949.

Température du Laboratoire.

Alimentation		Nombre de femelles	Nombre de mâles	Nombre d'œufs pondus	Moyenne d'œufs par femelle	Nombre d'œufs des femelles disséquées	Moyenne totale d'œufs par femelle
Blé germé	<i>A. obscurus</i>	8	8	219	27	408	78
	<i>A. lineatus</i>	2	3	95	47	91	92
	<i>A. sputator</i>	7	7	0	0	230	33
Fragments de pomme de terre	<i>A. obscurus</i>	11	4	490	44	326	74
	<i>A. lineatus</i>	7	8	223	32	294	74
	<i>A. sputator</i>	8	7	51	6	220	34
Feuilles de Dactyle	<i>A. obscurus</i>	3	12	11	4	138	49
	<i>A. lineatus</i>	3	12	96	32	84	60
	<i>A. sputator</i>	8	6	48	6	304	44
Sans Alimentation	<i>A. obscurus</i>	7	7	33	4	29	7
	<i>A. lineatus</i>	3	10	0	0	196	65
	<i>A. sputator</i>	8	5	0	0	272	34

Température constante.

Alimentation		Nombre de femelles	Nombre de mâles	Nombre d'œufs pondus	Moyenne d'œufs par femelle	Nombre d'œufs des femelles disséquées	Moyenne totale d'œufs par femelle
Blé germé	<i>A. obscurus</i>	5	10	111	22	66	35
	<i>A. lineatus</i>	3	12	78	26	75	51
	<i>A. sputator</i>	7	6	4		113	16
Fragments de pomme de terre	<i>A. obscurus</i>	3	12	227	75	97	108
	<i>A. lineatus</i>	7	8	440	63	216	93
	<i>A. sputator</i>	2	11	48	24	10	29
Feuilles de Dactyle	<i>A. obscurus</i>	2	13	0	0	66	33
	<i>A. lineatus</i>	5	10	23	4	146	34
	<i>A. sputator</i>	4	10	86	21	146	58
Sans alimentation	<i>A. obscurus</i>	13	1	11	1	587	46
	<i>A. lineatus</i>	8	6	75	9	262	42
	<i>A. sputator</i>	3	12	0	0	178	60

TABLEAU II
Influence de l'alimentation sur la fécondité, 1950.

Température du Laboratoire.

Alimentation		Nombre de femelles	Nombre de mâles	Nombre d'œufs pondus	Moyenne d'œufs par femelle	Nombre d'œufs des femelles disséquées	Moyenne totale d'œufs par femelle
Blé germé	<i>A. obscurus</i>	8	7	178	22	239	52
	<i>A. lineatus</i>	11	4	314	28	502	74
	<i>A. sputator</i>	8	7	24	3	210	29
Fragments de pomme de terre	<i>A. obscurus</i>	10	5	491	49	454	94
	<i>A. lineatus</i>	13	2	420	32	522	72
	<i>A. sputator</i>	12	3	16	1	340	3
Feuilles de Dactyle	<i>A. obscurus</i>	11	4	82	7	473	50
	<i>A. lineatus</i>	11	4	116	10	547	60
	<i>A. sputator</i>	15	0	0	0	317	21
Sans alimentation	<i>A. obscurus</i>	11	4	0	0	562	51
	<i>A. lineatus</i>	8	7	96	12	298	56
	<i>A. sputator</i>	13	2	0	0	347	26

Température constante.

Alimentation		Nombre de femelles	Nombre de mâles	Nombre d'œufs pondus	Moyenne d'œufs par femelle	Nombre d'œufs des femelles disséquées	Moyenne totale d'œufs par femelle
Blé germé	<i>A. obscurus</i>	12	3	469	39	428	74
	<i>A. lineatus</i>	11	4	725	65	233	87
	<i>A. sputator</i>	11	4	123	11	199	28
Fragments de pomme de terre	<i>A. obscurus</i>	8	7	338	42	192	66
	<i>A. lineatus</i>	7	8	317	45	232	78
	<i>A. sputator</i>	7	4	99	14	61	22
Feuilles de Dactyle	<i>A. obscurus</i>	11	4	172	15	581	68
	<i>A. lineatus</i>	10	5	200	20	300	50
	<i>A. sputator</i>	13	2	0	0	441	33
Sans alimentation	<i>A. obscurus</i>	8	7	1	0	435	54
	<i>A. lineatus</i>	7	8	35	5	241	39
	<i>A. sputator</i>	7	8	42	6	183	32

assez élevée par des arrosages fréquents de la terre dans laquelle étaient enfoncés les pots. Dans cette expérience les relevés eurent surtout pour but de noter les morts et d'évaluer les prises de nourriture. En fin d'expérience la terre fut analysée afin de dénombrer les jeunes larves néonates écloses des œufs pondus. Dans l'ensemble les résultats furent plutôt mauvais et le nombre d'œufs éclos fut très faible. Cependant, nous indiquons les chiffres obtenus qui présentent un intérêt dans la mesure où ils confirment d'autres résultats.

Alimentation	1948		1949		1950	
	Nombre de larves	%	Nombre de larves	%	Nombre de larves	%
Blé germé.....	17	52	43	30	32	64
Pomme de terre	6	18	74	51	10	20
Trèfle	0	0	12	8	4	8
Dactyle.....	10	30	12	8	2	4
Sans alimentation.....	0	0	4	3	2	4

c) Enfin, dans une expérience citée plus haut, au point de vue de la nature de l'alimentation nous avons fait la comparaison entre la prise de nourriture sur divers végétaux et le nombre d'œufs pondus. Cette comparaison semble indiquer une relation nette entre l'importance de l'alimentation et la ponte.

	Avoine	Trèfle incarnat	Pois	Trèfle violet de Bretagne	Trèfle rampant	Artichaut	Menthe
Alimentation moyenne journalière	8,66 mm ²	8,09 mm ²	6,99 mm ²	5,64 mm ²	2,78 mm ²	0	0
Ponte moyenne journalière	1,42	0,48	0,80	0,36	0,26	0,26	0

3. — Influence de l'alimentation sur la longévité et la mortalité.

Ce paragraphe, que nous avons séparé du précédent pour la clarté de l'exposé, se réfère en fait aux mêmes expériences. Nous ne répétons donc pas le protocole de celles-ci mais nous les indiquerons avec la même lettre que précédemment.

a) Nous prendrons dans ce cas l'exemple d'une année. L'examen des courbes de mortalité obtenues en pointant chaque jour dans chaque lot les individus morts, permet de distinguer nettement deux groupes. On observe une plus grande longévité sur « Blé germé » et « Fragment de tubercule de Pomme de terre », tandis qu'elle est particulièrement faible

sur « Ver de terre » et « sans alimentation ». C'est ainsi qu'au bout de 17 jours d'élevage nous trouvons 61 individus pour les deux meilleurs types d'alimentation tandis qu'il ne reste que 30 individus dans les deux autres. La différence entre la température du laboratoire et la température constante (entre 19 et 22°C) tient essentiellement dans l'étalement des courbes et non dans leur groupement qui est identique. La longévité est moindre à une température constante élevée, ceci n'est peut-être pas dû principalement à la température mais à l'hygrométrie qu'il était plus difficile de maintenir élevée dans les conditions de l'expérience.

Si nous examinons cette mortalité en fonction des espèces nous remarquons qu'à la température du laboratoire la longévité, par ordre décroissant, est la suivante : *A. lineatus*, *A. obscurus*, *A. sputator*, tandis qu'à température constante élevée on obtient : *A. obscurus*, *A. sputator*, *A. lineatus*. Et ceci quelle que soit l'alimentation envisagée. Il semble dans ce cas que l'espèce *lineatus* soit sensible à la température ou plus vraisemblablement à l'humidité.

Les autres répétitions nous ont montré avec plus ou moins de netteté des résultats du même ordre. Le « Dactyle » qui remplaça l'alimentation « Ver de terre » provoqua une plus grande longévité tandis que celle-ci fut moindre en général avec le « Blé germé » et le « tubercule de Pomme de terre ».

b) Dans cette série d'expériences nous pouvons encore distinguer deux groupes dans les courbes de mortalité. Une meilleure longévité s'observe dans « Blé germé », « Trèfle » et « Dactyle », tandis que cette longévité est faible dans « feuilles de Pommes de terre » et « sans alimentation ».

c) Si l'on compare dans cet essai le nombre d'imagos restant après 23 jours dans les différents lots nous pouvons noter sur un groupe de 20 individus au départ :

Avoine	15
Trèfle violet	15
Trèfle incarnat	14
Trèfle rampant	9
Pois	6
Menthe	4
Artichaut	1

Ce classement nous rappelle d'une façon frappante celui de l'alimentation ou celui de la fécondité.

Il semble donc que l'on puisse remarquer, et toutes les expériences citées tendent à le prouver, une relation nette entre la quantité d'aliment ingéré et la longévité et la mort.

4. — Effet du groupement sur l'alimentation.

Nous avons eu l'occasion de faire une expérience préliminaire afin de nous rendre compte de l'effet du groupement sur l'alimentation. Cet essai était réalisé dans de grands cristallisoirs de verre dont le fond

était recouvert de papier filtre ; une seule espèce fut suivie : *A. obscurus* L.; la nourriture était essentiellement composée de feuilles d'Avoine (qui s'est révélé le meilleur aliment parmi ceux que nous avons expérimentés) renouvelées tous les deux jours. Les surfaces foliaires ingérées étaient ensuite mesurées.

Les différents lots (répétés deux fois) furent les suivants :

1 mâle, 1 femelle, deux femelles, trois couples, cinq couples, dix couples. Voici les résultats obtenus en calculant la consommation moyenne journalière par individu dans les lots mentionnés plus haut. Cette expérience a été poursuivie pendant trois semaines.

Lots	1 mâle	1 femelle	2 femelles	3 couples	5 couples	10 couples
Consommation moyenne journalière par individu.	1,47	2,79	4,58	4,06	5,37	2,67

Ces premiers résultats semblent indiquer un effet marqué du groupement sur l'alimentation. La consommation individuelle tend à augmenter avec le nombre d'animaux en expérience jusqu'à un certain niveau. Elle décroît ensuite. Il est évident que ces premières données mériteraient d'être précisées et développées.

5. — Discussion et conclusions

Le régime des *Agriotes* est essentiellement phytophage ; cette constatation correspond à nos observations dans la nature comme à celles du laboratoire et confirme les travaux de certains auteurs (en particulier M. V. BRIAN, 1947). L'alimentation aux dépens des matières animales (comme L. MESNIL l'avait signalé) paraît exceptionnelle.

D'autre part, la fécondité semble fortement influencée par la qualité et la quantité d'aliment ingéré. Ainsi les prairies de composition floristique variée, pour autant que cette composition reste suffisamment constante, peuvent, en influençant la fécondité apporter des différences considérables dans la distribution et la densité des populations, d'autant plus que la mobilité des imagos est faible et leur préférence alimentaire élevée. Les végétaux intéressent les adultes du point de vue de la nutrition et forment aussi des refuges de qualités variées qui, en modifiant la surface du sol, influencent la profondeur et la facilité de la ponte.

Les seules expériences réalisées ayant trait à l'influence de l'alimentation sur la ponte et la longévité sont celles de M. V. BRIAN (1947). Elles ont été conduites avec des plantes différentes de celles que nous avons utilisées mais ont donné certains résultats généraux identiques.

C'est ainsi que la différence de longévité entre les deux sexes (les femelles vivant plus longtemps que les mâles), l'absence de relation entre la longévité et la densité de ponte, le rapport entre la longévité et un aliment favorable, sont des résultats que nous avons retrouvés, au moins en partie.

M. V. BRIAN avait remarqué que les Graminées des pâtures (*Lolium perenne*, *Agrostis tenuis*, *Festuca ovina*) étaient des plantes plus favorables à la fécondité et à la ponte que la Moutarde, le Blé, le Lin, le Trèfle et la Pomme de terre. Nos essais ont surtout porté sur des aliments végétaux peu rencontrés dans la nature par les adultes : grains de Blé germés et fragments de tubercules de Pomme de terre qui se sont montrés les meilleurs parmi les aliments présentés. Cependant des essais comparatifs entre différentes espèces de Trèfle : deux espèces cultivées et *Trifolium repens* ont été nettement en défaveur de l'espèce sauvage rencontrée souvent dans les pâtures bretonnes. L'Avoine cultivée semble être parmi les plantes favorisant le plus la fécondité et la ponte. On peut estimer de toutes façons qu'il existe une relation étroite entre l'alimentation et la fécondité. Ainsi dans la comparaison entre les différents Trèfles, les adultes vivant sur *Trifolium repens* se sont très peu nourris aux dépens de la Papilionacée sauvage et n'ont pratiquement pas pondue.

D'autre part l'effet du groupement semble avoir une action sur l'alimentation.

Cet ensemble de faits paraît indiquer que l'alimentation est un facteur qui, associé à d'autres, peut avoir une action marquée sur la fluctuation des populations d'*Agriotes*. Pour des Insectes dont les déplacements sont faibles (cf. Chapitre II) l'alimentation joue un rôle non négligeable. Ainsi les Graminées (tant sauvages que cultivées) qui représentent la nourriture préférée et la plus favorable à la fécondité doivent entraîner une augmentation de la population ; cependant l'éclosion des œufs et le développement larvaire sont liés à d'autres facteurs qui peuvent changer l'aspect final. Le cas des pâtures se montrerait particulièrement suggestif à cet égard ; nous sommes en effet devant un groupement végétal riche en Graminées qui favorise la fécondité ; de plus les conditions écologiques de ce biotope étant favorables à l'éclosion des œufs et au développement des larves nous serions finalement en présence d'un milieu à très forte population. Ce fait est confirmé par les observations de tous les auteurs et par les prélèvements que nous avons opérés.

CHAPITRE V

PIÉGEAGE ET CHIMIOTACTISMES.

Le groupement préférentiel des Insectes parfaits sous des bottillons de tiges feuillées de diverses plantes a été reconnu depuis longtemps, mais aucun auteur n'avait approfondi les facteurs de tels rassemblements qui représentent un comportement complexe.

Il semble que ce soit J. H. COMSTOCK aux U. S. A. qui ait remarqué le premier, en 1888, que les Insectes étaient attirés en grand nombre par des bottillons de Trèfle fraîchement coupé. Il plaçait chacun de ces bottillons sous une planchette pour éviter un dessèchement trop rapide et visitait tous les jours les pièges ainsi constitués. Il recueillait de cette façon des centaines d'*Agriotes mancus* SAY. Des observations analogues ont été faites sur nos espèces européennes avec des Légumineuses ou des Graminées, mais les mécanismes d'action de tels pièges n'ont pas été analysés et il avait été suggéré que les adultes s'y groupaient pour y chercher abri et nourriture. L'intérêt de reconnaître les facteurs favorisant le groupement est d'autant plus important que les piégeages fournissent d'utiles renseignements sur l'écologie des *Agriotes*. Nous avons étudié, dans la nature, le comportement de ces Insectes en présence de bottillons de différentes plantes.

A. — Groupement sous les bottillons de plantes.

1. — Moment du groupement sous les bottillons de Trèfle.

M. V. BRIAN (1947) avait déjà remarqué une variation de l'effet attractif des pièges due à leur ancienneté. Nos premières expériences ont été réalisées avec des bottillons de Trèfle (d'environ 500 grammes et occupant une aire de 300 cm²) fraîchement coupés et posés à dix mètres l'un de l'autre sur le sol d'un champ cultivé. Ils étaient laissés ainsi plusieurs jours et subissaient un commencement de dessiccation à la surface supérieure. Chaque jour l'inventaire de la faune fut opéré et les courbes de captures indiquèrent une période de pointe quelques jours après la pose

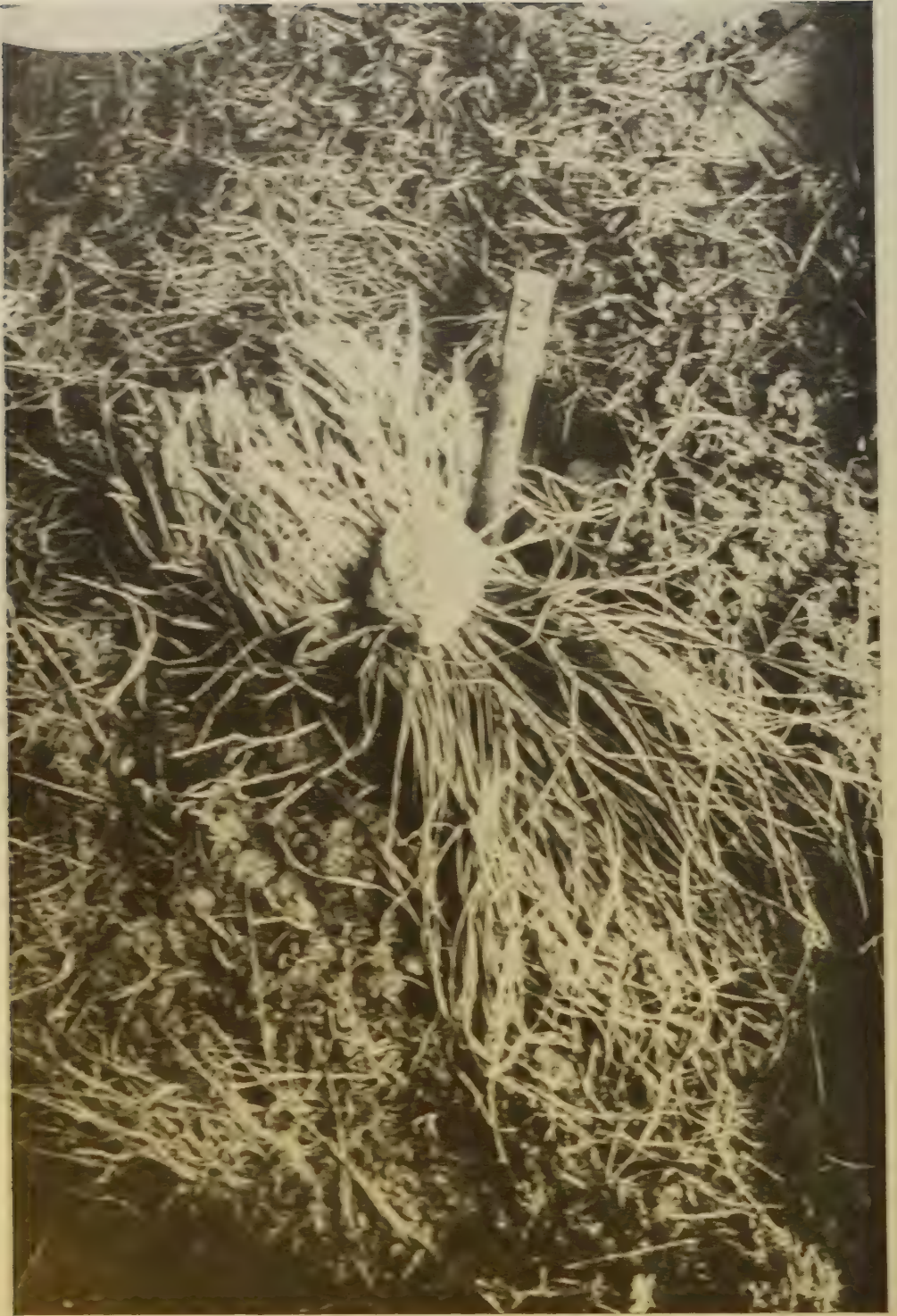


FIG. 12. — *Exemplum d'espérance.*

des bottillons sur le sol et ceci indépendamment des facteurs favorisant le déplacement (cf. *supra*).

La courbe des individus capturés (fig. 23) montre un net maximum qui

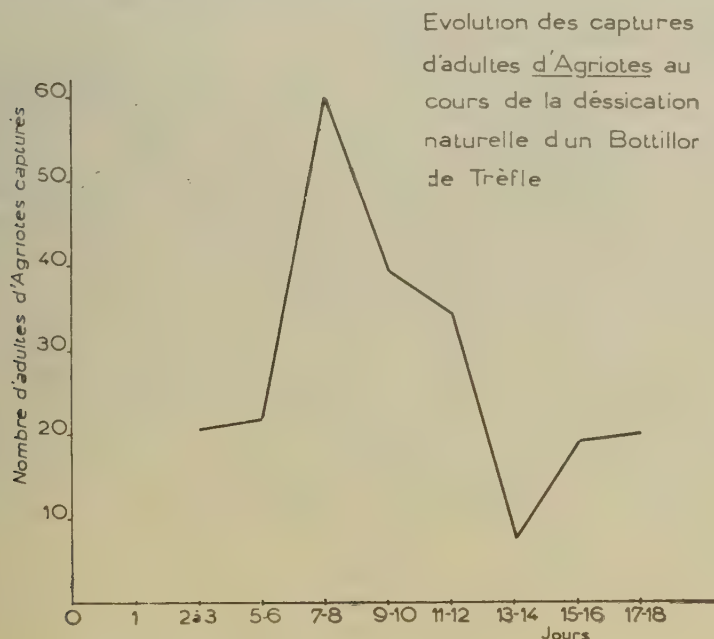


FIG. 23. — Courbe de captures sous un bottillon de trèfle

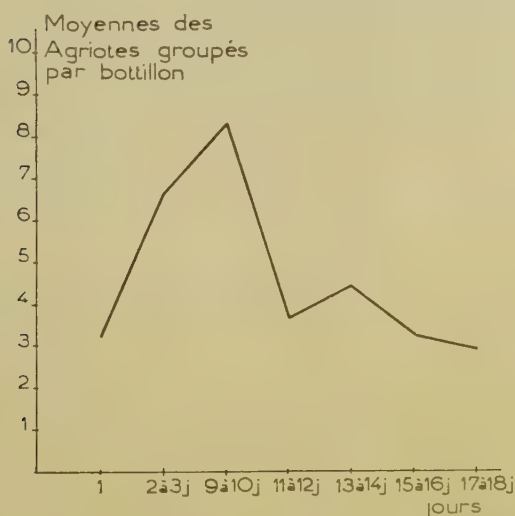


FIG. 24. — Courbe de captures sous un bottillon de trèfle.

se situe entre les septième et huitième jour après la pose du bottillon de trèfle frais sur le sol. Dans d'autres cas cette période de groupement maximum peut se rapprocher du moment de la pose sur le sol ; c'est ainsi que la pointe de captures peut se situer au 3^e jour après la pose du bottillon frais.

Ces différences peuvent provenir des conditions climatiques (aussi bien macroclimatiques que microclimatiques) qui influent sur les transformations chimiques pouvant avoir lieu à l'intérieur du bottillon.

En tout cas, la concentration maximum n'a jamais lieu sous les bottillons récemment posés sur le sol.

Afin de limiter le plus possible l'action des facteurs externes tant sur le déplacement des *Agriotes* que sur le vieillissement du bottillon de Trèfle coupé, nous avons réalisé l'expérience suivante :

Dans un même champ, à population d'imagos suffisamment dense, on place d'une part des bottillons renouvelés tous les jours et par conséquent constamment frais ; d'autre part, tous les dix jours, des bottillons fanés depuis huit jours, enfin des bottillons frais sont laissés sur le sol, sans être renouvelés tout au long de l'expérience. Ainsi toutes les semaines des bottillons présumés dans leur meilleur état d'attrance sont introduits tandis que d'autres continuent leur vieillissement et que certains restent toujours frais. Les résultats sont donnés dans ce tableau.

État de vieillissement du bottillon (en jours)	Totaux des captures	Moyennes des captures	Totaux des moyennes par bottillon	Moyennes par bottillon
1 j	799	27,3	97,2	3,3
2 à 3 j	177	54,6	20,7	6,6
9 à 10 j	632	86,1	61,4	8,3
11 à 12 j	221	39,4	21,1	3,7
13 à 14 j	292	41,7	31,3	4,4
15 à 16 j	220	30,5	23,6	3,2
17 à 18 j	142	26,3	16,1	2,9

La courbe de cette expérience présente le même aspect que la courbe précédente et se caractérise par un maximum de captures entre le 3^e et le 10^e jour.

Dans un autre cas (fig. 25) la comparaison entre les captures faites sous des bottillons de Trèfle renouvelés tous les jours et d'autres laissés sur place et subissant la dessiccation naturelle, donna des résultats tout à fait analogues et qui sont particulièrement parlants sur ce graphique.

De plus, quand les conditions sont très favorables aux déplacements nocturnes, un plus grand nombre d'adultes se groupent sous les bottillons de Trèfle frais (bien qu'en moins grand nombre que sous les bottillons plus âgés) ce qui peut s'expliquer par un certain thigmotactisme (cf. *supra*).

Ainsi toutes nos observations préliminaires confirmèrent une évolution dans l'attrance des imagos d'*Agriotes* par les bottillons de Trèfle

au cours de la dessiccation naturelle après leur pose sur le sol dans un champ cultivé. Le moment le plus favorable pour la concentration des Insectes

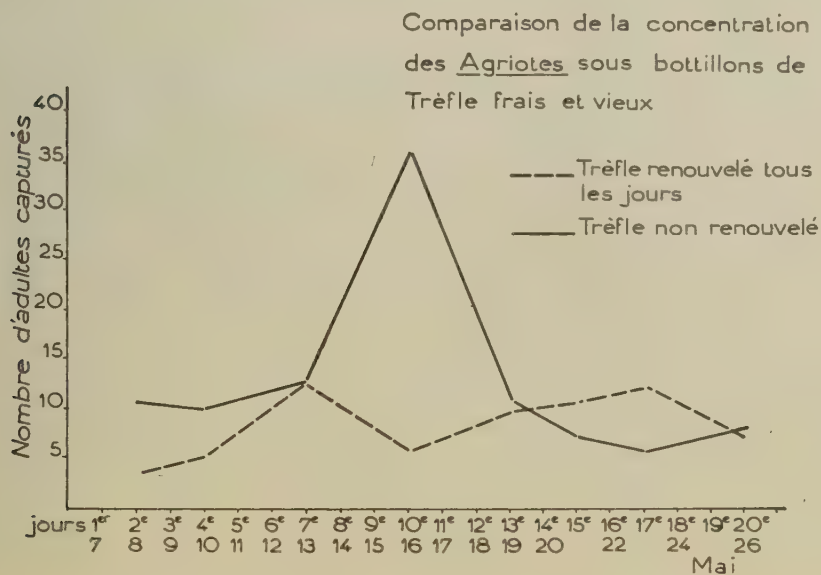


FIG. 25. — Comparaison entre bottillon de trèfle vieux et frais.

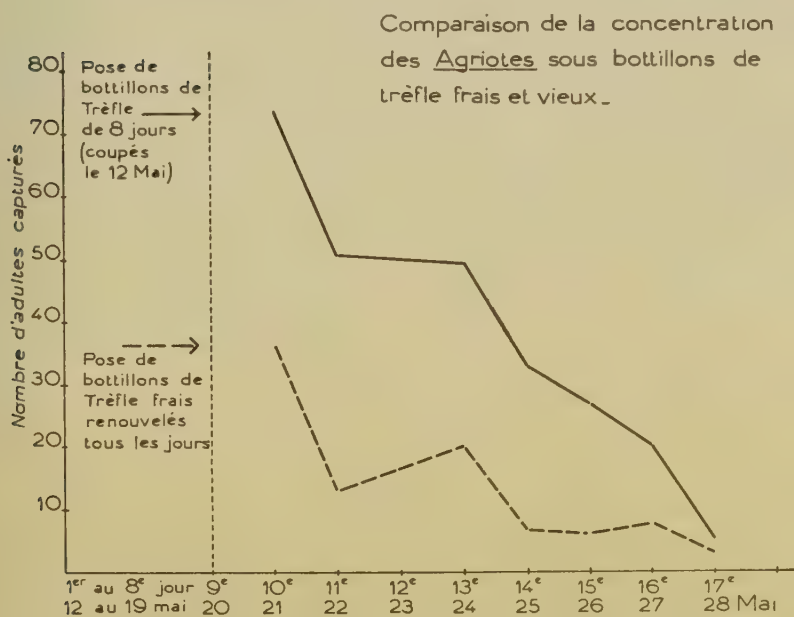


FIG. 26. — Comparaison entre bottillon de trèfle vieux et frais.

se situe entre le troisième et le dixième jour. Cette période dépend des conditions climatiques qui influent sur les transformations chimiques pouvant s'opérer dans les bottillons.

2. — Etude de la faune rencontrée sous les bottillons de Trèfle.

Parallèlement à la capture des imagos d'*Agriotes* nous avons recueilli tous les insectes (particulièrement Coléoptères) rencontrés dans ces conditions.

Nous avons classé les échantillons récoltés en quelques grandes catégories et suivi leur groupement sous les bottillons au cours de la dessiccation naturelle de ces derniers.

Parmi les espèces les plus couramment capturées, citons :

ESPÈCES A AFFINITÉS HYGROPHILES

Notiophilus biguttatus F.
Bembidion lampros Herbst.
Demetrias monostigma Sam.
Stenus solutus Er.
Paederus littoralis Grav.
Tachyporus chrysomelinus Er.
Tachyporus hypnorum F.

ESPÈCES CARNIVORES.

Calathus melanocephalus L.
Pterostichus cupreus L.
Pterostichus vulgaris L.
Abax ater Villers.
Amara aenea Dej.
Harpalus aeneus F.
Agonum dorsale Pontopp.
Oxytelus nitidulus Grav.
Philonthus fuscipennis Mannh.

ESPÈCES PHYTOPHAGES.

Subcoccinella 24-punctata L.
Othiorrhynchus ligneus Ol.
Sitona griseus F.
Sitona lineatus L.
Sitona sulcifrons Thunb.
Sitona flavescens Marsh.
Hypera nigrirostris F.
Hypera arator L.
Apion apricans Herbst.

ESPÈCES DETRITICOLES.

Onthophilus striatus Forst.
Atomaria pusilla Payk.

Lathridius angusticollis Gyl.

Enicmus minutus L.

Litargus connexus Geoff.

ESPÈCES ACCIDENTELLES.

Necrophorus vestigator Hersh.

Onthophagus ovatus L.

Phyllopertha horticola L.

Chrysochloa tristis F.

Les espèces capturées sous les bottillons peuvent se répartir de la façon suivante :

Carnivores	Hygrophiles	Phytophages	Détriticoles	Accidentelles	Agriotes { <i>obscurus</i>. <i>sputator</i>. <i>lineatus</i> .
567	267	223	1273	106	1070
16 %	8 %	6 %	36 %	3 %	31 %

Il est particulièrement intéressant de noter que les espèces que nous avons groupées dans la catégorie « détriticoles », sont, avec les *Agriotes*, les plus abondantes sous les bottillons. D'autre part, en suivant les courbes des *Agriotes* capturés dans les bottillons de Trèfle au cours de leur dessiccation naturelle, nous avons souvent constaté que les sommets de ces courbes sont souvent superposables avec ceux des courbes de captures de « détriticoles ». ces observations peuvent faire penser à des tactismes communs entre *Agriotes* et « détriticoles » et principalement à des chimio-tactismes. C'est ainsi que, comme pour les *Agriotes*, un vieillissement des bottillons de Trèfle de quelques jours favorise des groupements plus denses d'individus que des bottillons fraîchement coupés et posés sur le sol.

3. — Bottillons de Graminées.

Afin de tester l'attraction possible d'autres végétaux coupés et placés dans des conditions identiques nous avons mis en compétition un certain nombre de Graminées sauvages et cultivées :

Avoine à chapelets (*Arrhenatherum elatior* L.) ; Dactyle (*Dactylis glomerata* L.) ; Ray Grass (*Lolium perenne* L.) ; Pâturin (*Poa annua* L.) ; Avoine cultivée ; Blé et Seigle.

Chacune des espèces végétales était représentée par 2 bottillons occupant une aire de 300 cm² chacun qui furent répartis à 10 mètres l'un de l'autre dans un champ d'Avoine d'hiver d'environ 1 hectare.

Voici la répartition des 7 298 adultes, capturés du 12 avril au 23 juin 1948 sous les bottillons des graminées expérimentées.

Bottillons	Total <i>Agriotes</i>	<i>A. sputator</i>	<i>A. obscurus</i>	<i>A. lineatus</i>
Avoine cultivée ...	1805	682	673	450
Ray grass	1225	523	368	334
Blé	1129	422	408	199
Dactyle	1112	435	372	305
Seigle	884	281	395	208
Paturin	589	266	159	164
Avoine à chapelets.	554	225	190	139

Le diagramme tiré du tableau montre une nette prédominance des captures sous les quatre graminées suivantes : Avoine, Ray-Grass, Blé, Dactyle avec un avantage marqué pour la première.

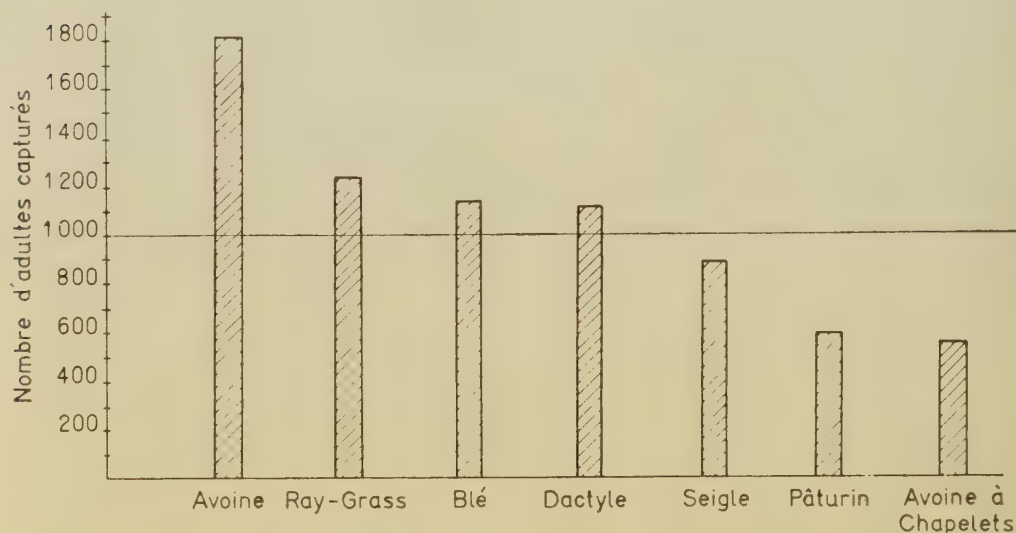


FIG. 27. — Comparaison entre diverses graminées.

D'autre part, nous avons aussi réalisé d'autres compétitions avec des Graminées et du Trèfle cultivé et dans tous ces essais les Graminées se sont toujours montrées légèrement plus attractives que le Trèfle, l'Avoine l'étant plus que les autres Graminées.

La comparaison entre les courbes de captures d'*Agriotes* sous des bottillons de diverses espèces (Avoine, Blé, Ray-Grass, Dactyle, Trèfle) au cours de leur dessiccation naturelle indiquerait une différence dans le moment de l'attraction. C'est ainsi que la courbe que nous présentons montre une période d'attirance commençant pour le Trèfle vers le sixième jour, tandis qu'elle se situe dès le 2^e ou 3^e jour pour les Graminées.

Groupeement d'Agriotes sous divers bottillons.

Année de l'expérience	Avoine		Dactyle		Ray-Grass		Blé		Trèfle	
	Nombre réel (1)	%	Nombre réel	%	Nombre réel	%	Nombre réel	%	Nombre réel	%
1948.....			73	68					34	23
1949.....			139	57					101	43
1949.....	167	58							118	42
1950.....	704	56							538	44
1950.....	196	54							164	46
1950.....			112	35	113	37			93	28
1948.....	337	36			310	34	274	30		

(1) Ce nombre représente la moyenne des insectes capturés sous plusieurs bottillons et ramené à 1 bottillon.

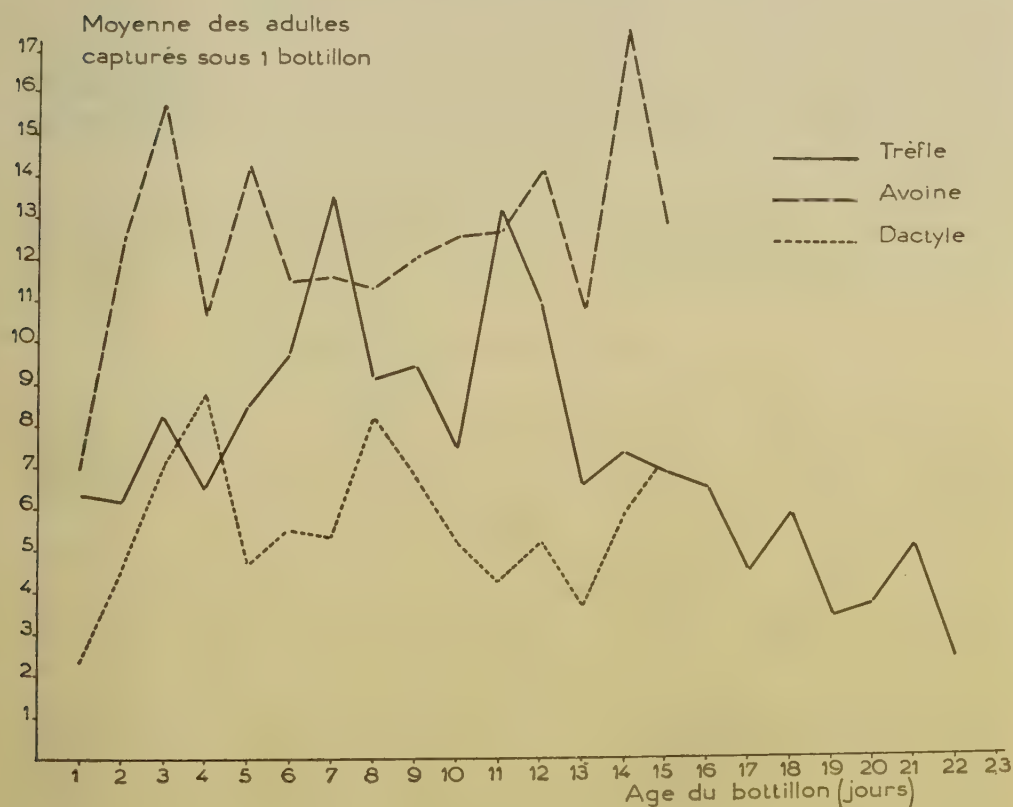


FIG. 28. — Comparaison Trèfle, Avoine Dactyle.

4. — Bottillons d'autres plantes.

Nous avons aussi mis en compétition dans un champ ayant une forte population d'adultes, des bottillons de plantes très diverses comme : Pois (*Pisum sativum*), Artichaut (*Cynara scolymus*), Menthe (*Mentha viridis* L.), Lupin (*Lupinus albus* L.).

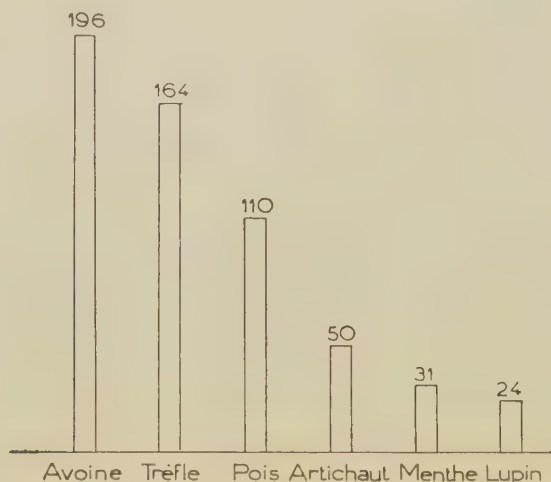


FIG. 29. — Comparaison entre bottillons de divers végétaux.

Parmi les plantes expérimentées, seul le Pois cultivé semble exercer une certaine attraction, les autres ne groupant pas plus d'adultes que de simples abris.

Tout cet ensemble de remarques et d'observations nous a engagé à approfondir les modes d'action de tels bottillons de plantes qui agissent comme des pièges attractifs.

B. — Mode d'action des bottillons.

Au cours de la première partie de ce chapitre, nous avons étudié le comportement des *Agriotes* en présence des bottillons de diverses plantes subissant la dessiccation naturelle. Nous avons pu dégager plusieurs faits dont nous allons maintenant tenter d'effectuer l'analyse.

Nous savons que les imagos d'*Agriotes* sont phototactiques négatifs et qu'ils ont un rythme nycthémeral à phase d'activité nocturne (cf. *supra*) : ainsi pendant le jour on les rencontre dans les champs sous des abris divers (mottes de terre, planchettes, pierres etc...). Par contre l'importance des groupements sous les bottillons de plantes coupées et subissant la dessiccation naturelle sur le sol, indique l'intervention de facteurs n'existant pas ou peu importants dans les conditions naturelles. C'est dans le but de définir ces facteurs que nous avons tenté un certain nombre d'expériences.

On a pu reconnaître et démontrer que, pour un grand nombre d'animaux, l'élection d'un milieu donné est déterminée par un ensemble de *stimuli* ou excitations émanant du milieu ambiant et dont la perception peut, d'ailleurs, être influencée par l'action de facteurs internes.

Il est ainsi possible de distinguer deux ordres de facteurs capables d'expliquer le groupement sous les bottillons de plantes : a) une *attraction* pouvant être provoquée par plusieurs facteurs, en particulier des facteurs chimiques ; b) une *rétenion* des adultes pouvant trouver une explication dans la texture du bottillon.

C'est ce dernier aspect dont nous ferons d'abord l'analyse, les résultats obtenus permettant d'expérimenter les facteurs d'attraction.

I. — Rôle de la structure des bottillons

A la suite de certaines observations nous avons mis en expérience des éponges artificielles (type « Spontex »), des planchettes et des bottillons de Dactyle. La courbe jointe (fig 30) montre que planchettes et éponges arti-

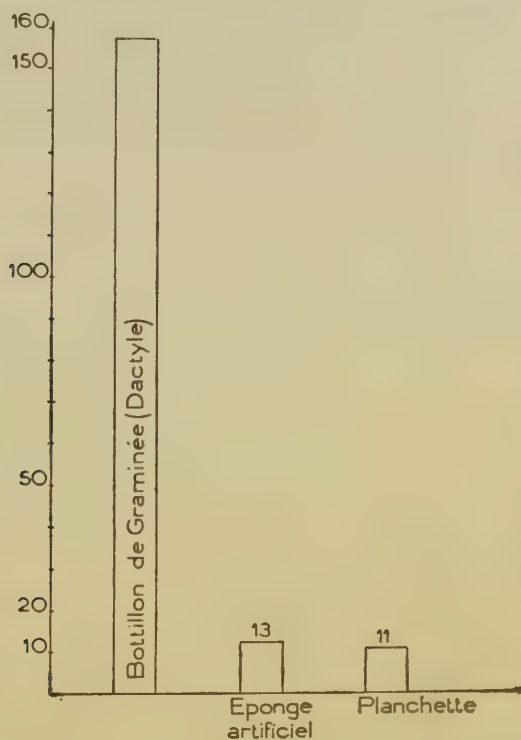


FIG. 30. — Compétition bottillon Dactyle, éponge, planchette.

ficielles groupent un nombre d'individus vraiment peu important et que la différence est significative avec les bottillons de Dactyle.

Une autre expérience a eu pour but de faire la comparaison entre des substrats de différentes structures et des bottillons naturels de Trèfle.

Les substrats (bottillons de fibres de bois (conifères), de ficelles et éponges artificielles) étaient tous imbibés de jus de Trèfle.

Le nombre d'imagos groupés sous les bottillons de fibres de bois et de ficelles imbibés de jus de Trèfle, était sensiblement comparable à celui des

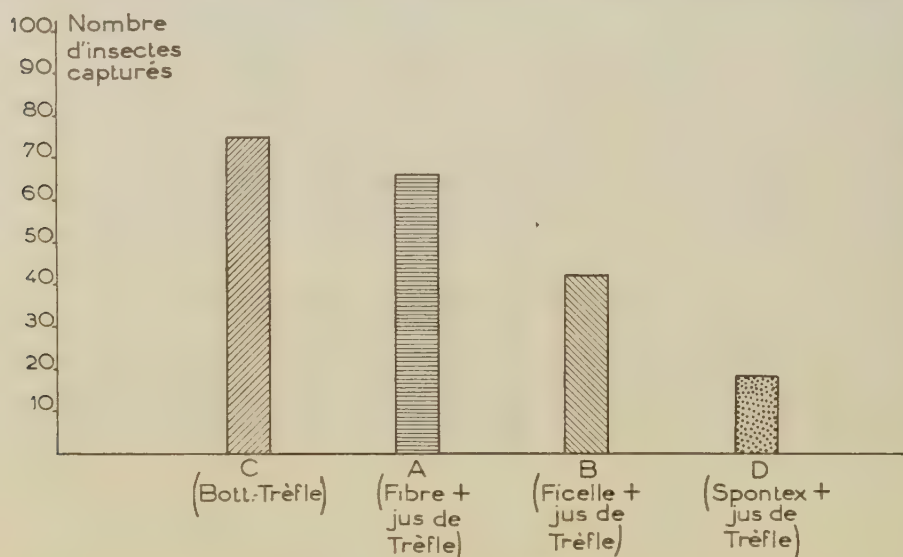


FIG. 31. — Compétition Fibre + jus, Ficelle + jus, Spontex + jus.

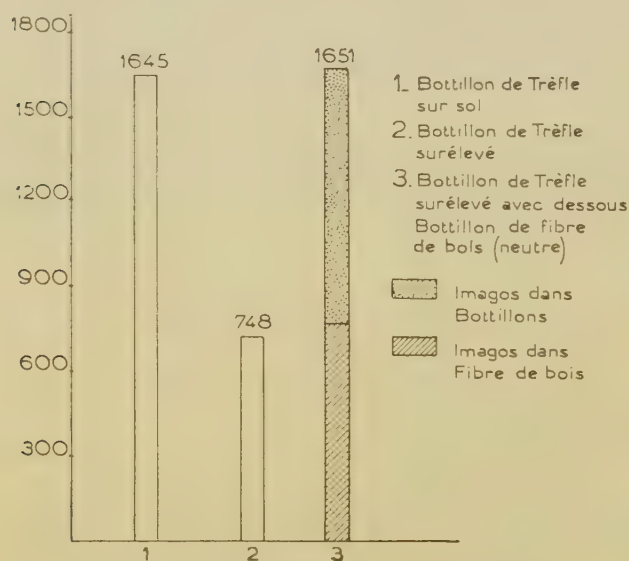


FIG. 32. — Compétition bottillon surélevé.

bottillons de Trèfle tandis qu'il fut nettement inférieur dans le cas des éponges artificielles imbibées de jus de Trèfle.

Cette dernière expérience fait penser à une action thigmotactique possible favorisant la rétention des adultes dans certains supports. C'est pour préciser cette action que l'expérience suivante a été réalisée. On compare des bottillons de Trèfle posés sur le sol, des bottillons de

Trèfle placés à dix centimètres au-dessus de la surface du sol et au-dessous desquels se trouve un amas de fibre de bois dont la texture, nous venons de le voir, semble exercer une action favorable sur la rétention des imagos.

Les résultats repris dans la courbe ci-jointe (fig. 32) sont très significatifs ; ils montrent, 1^o) que l'ensemble bottillons de trèfle au-dessus de fibres de bois retient un nombre d'Insectes aussi important que celui des bottillons posés directement sur le sol ; 2^o) que le Trèfle simplement surélevé réunit un nombre d'adultes plus de moitié moindre. Ce dernier groupement n'a d'ailleurs été possible que par le fait que les imagos, attirés par les bottillons grimperent le long des pieds de l'appareil supportant les bottillons dans lesquels ils se réfugièrent.

L'analyse des chiffres obtenus dans l'ensemble, bottillons de Trèfle et bottillons de fibres de bois, indique une répartition des adultes d'*Agriotes* à peu près égale dans le bottillon attractif et dans le support neutre ce qui semble indiquer que le pouvoir de rétention de ce dernier est important.

Sans préjuger des résultats qu'apporteraient des expériences plus précises, on peut penser que cette rétention par certains supports serait due à un thigmotactisme ayant une influence inhibitrice sur la cinèse. Nous avons retrouvé des faits analogues dans l'expérience sur le phototactisme (cf *supra*) en boîte de Pétri où 81 p. 100 des Insectes exposés à la lumière se réfugiaient sous des abris transparents. Ainsi cette cinèse négative s'accompagne d'un phototactisme négatif comme il est souvent de règle chez les Arthropodes présentant cette réaction (Scorpions, *Cosmopolites*, etc...). De toutes façons, l'influence de la structure du support semble nettement marquée et nos essais sur une attraction chimique possible ont été faits avec des bottillons de fibres de bois (conifères) qui, s'ils n'exercent aucune attraction par eux-mêmes, favorisent une certaine rétention quand les imagos d'*Agriotes* y sont attirés.

2. — Hygrotactisme

On sait que le bottillon posé sur le sol est une source importante d'humidité. C'est la raison pour laquelle nous avons recherché si le groupement sous les bottillons n'était pas la conséquence d'un hygrotactisme. Des bottillons de fibres de bois et des éponges artificielles abondamment humidifiées furent expérimentés en plein champ. Ils se comportèrent comme de simples abris.

3. — Chimiotactisme.

Après l'hygrotactisme la première hypothèse qui s'impose à l'esprit est celle d'un repérage olfactif du piège. Dans le but de définir la ou les substances capables d'exercer une attraction sur les adultes d'*Agriotes*,

nous avons testé un certain nombre de composés chimiques que nous avons choisis parmi ceux susceptibles d'être abondamment libérés après la coupe des bottillons et leur début de dessiccation.

Nous avons d'abord pensé aux fermentations et notre intérêt s'est porté sur certains acides gras et éthers. Déjà R. S. LEHMAN (1932) avait essayé au laboratoire et en plein champ 150 composés chimiques sur les adultes d'*Elateridae* américains : *Limoni* *canus* Lec. et *californicus* Mann. et avait remarqué que les acides butyrique, caproïque, valérique et lactique étaient attirants (surtout pour les mâles) tandis que d'autres comme le furfural s'avéraient nettement répulsifs (1).

D'autre part, on sait qu'un certain nombre de corps prennent naissance au cours des premiers stades de l'autolyse consécutive à la mort de la cellule végétale. On peut ainsi penser que les substances attractives ne sont pas des produits de dégradation se formant sous l'influence de microorganismes (putréfaction par exemple) mais sous celle des enzymes non détruits de la cellule végétale. Parmi ceux-ci peuvent apparaître certains acides aminés tels l'acide glutamique et l'acide aspartique.

C'est avec ces éléments que nous avons tenté quelques expériences en utilisant la technique des piégeages artificiels consistant à placer dans un champ ayant une forte population, des bottillons de fibres de bois imbibés de la substance à tester et comparés avec des bottillons de Trèfle ou de Graminées.

a) ATTRACTIVITÉ DE DIFFÉRENTES PRÉPARATIONS VÉGÉTALES

Nous avons cherché, en premier lieu, à caractériser très sommairement la substance attirante contenue dans les bottillons attractifs.

Une première série d'essais consistait à expérimenter des jus de Trèfle. Pour ce faire, et c'est la technique générale de toutes les expériences décrites ci-après, nous avons imbibé de jus des bottillons de fibres de bois (support neutre mais capable de favoriser la rétention des adultes) et mis ces bottillons dans des champs infestés en compétition avec des bottillons naturels.

Dans le cas des jus de Trèfle nous avons comparé des jus pressés 18 jours avant la mise en expérience (vieux jus) et des jus obtenus le jour même de l'expérience (jus frais).

(1) Sa technique faisait appel à un olfactomètre composé d'une plaque métallique de 30 cm de diamètre creusée de 8 trous de 2,5 cm chacun et situés à la partie périphérique ; une bande de 2,5 cm est placée autour de cette plaque. Des tubes, sans fond, sont introduits dans chaque trou, leur partie supérieure recouverte d'une feuille de papier percée de trous d'épingles. Le coton imbibé de produit à tester est mis dans les tubes. L'appareil est alors placé au-dessus d'un ventilateur électrique qui volatilise les produits. 25 adultes d'un même sexe pour éviter un autre type d'attraction, sont alors introduits dans l'appareil qui est éclairé et y sont laissés au plus une heure. Un corps était considéré comme attractif quand les adultes venaient vers le lieu d'émission en cherchant avec leurs antennes. Ensuite, un certain nombre de substances ainsi repérées furent utilisées dans des pièges-trappes en plein champ.

Les résultats furent les suivants :

Bottillons de Trèfle	345
Fibres de bois + jus frais	191
Fibres de bois + vieux jus	161

Si les bottillons de Trèfle naturels se montrent nettement plus attractifs on peut cependant remarquer que l'attractivité des jus est assez élevée.

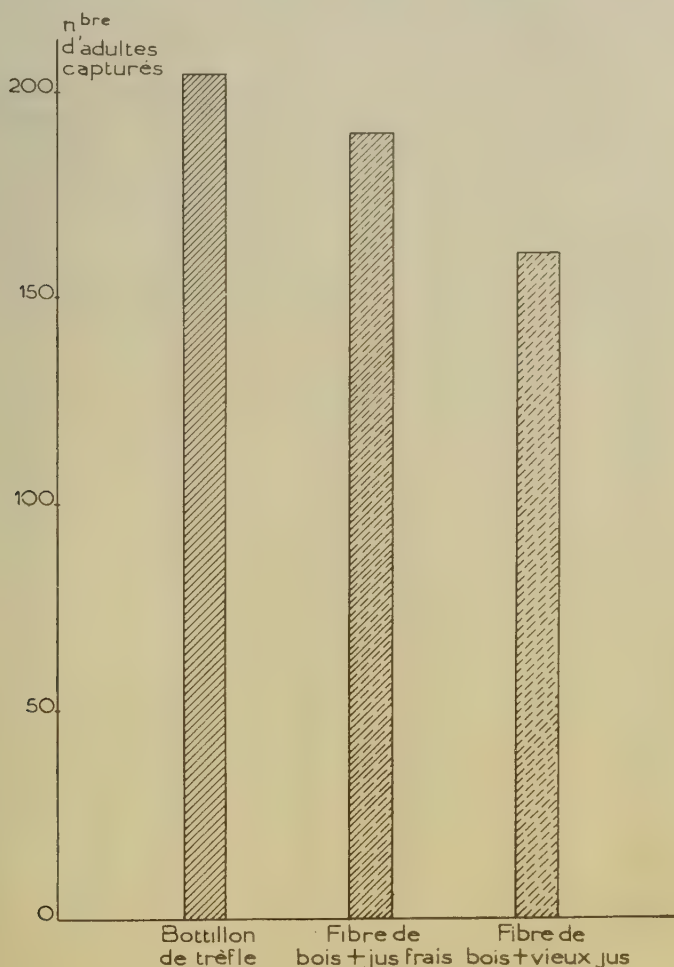


FIG. 33. — Compétition Fibre + jus frais ; Fibre + vieux jus.

Dans le but de préciser si la substance attractive est détruite par la chaleur, nous avons réalisé la compétition suivante :

1. Bottillons d'Avoine subissant la dessiccation naturelle.
2. Bottillon de Trèfle subissant la dessiccation naturelle.
3. Bottillon d'Avoine déshydraté par passage dans une étuve chauffée à 100°.
4. Bottillon de Trèfle déshydraté par passage dans une étuve chauffée à 100°
5. Bottillon de fibres de bois imprégné de jus de feuilles d'Avoine.

6. Bottillon de fibres de bois imprégné de jus de feuilles de Trèfle.
7. Bottillon de fibres de bois humidifié et saupoudré de poudre de feuilles d'Avoine.
8. Bottillon de fibres de bois humidifié et saupoudré de poudre de feuilles de Trèfle.
9. Bottillon de fibres de bois.

Les différents lots sont placés dans un champ ayant une forte population imaginale et des relevés quotidiens sont opérés du 28 avril au 15 juin.

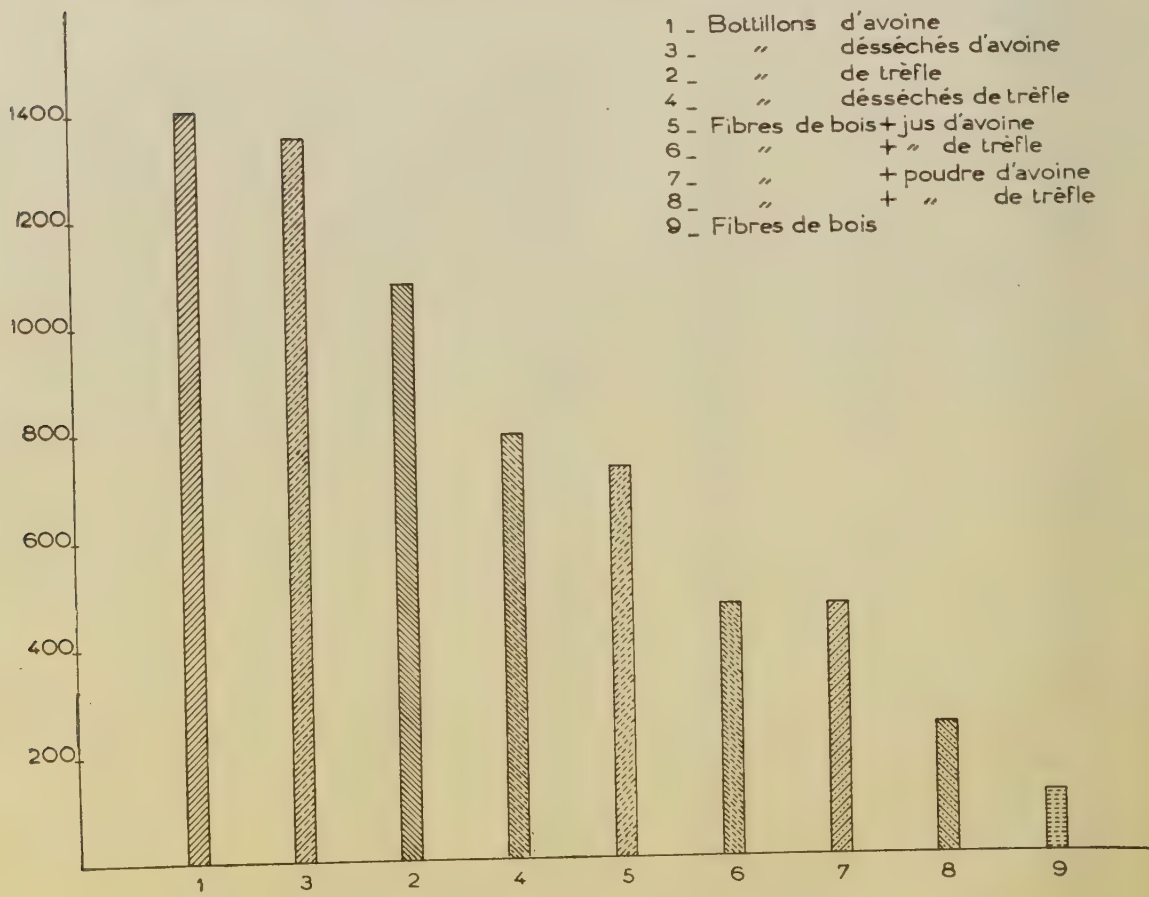


FIG. 34. — Compétition entre jus et poudres.

Les résultats représentant le total des captures faites sous les différents bottillons sont repris dans le graphique ci-joint. Ils confirment une meilleure attractivité de l'Avoine (sous ses différentes présentations) vis-à-vis du Trèfle. De plus pour chacune des plantes considérées, on remarque une équivalence d'attractivité entre les bottillons subissant la dessiccation naturelle et ceux subissant une dessiccation rapide à l'étuve. Les jus imprégnant les bottillons de fibres de bois sont nettement moins attractifs que les bottillons desséchés, mais le sont plus que les poudres sur fibres de bois.

Il est à noter que la courbe des captures journalières montre pour tous les lots les mêmes périodes de pointe ce qui indique une attractivité plus ou moins faible mais certaine dans tous les cas.

Dans une autre expérience, la compétition entre des bottillons d'Avoine desséchée (à l'étuve), des bottillons d'Avoine desséchée imbibée de jus d'Avoine, des bottillons d'Avoine subissant la dessiccation naturelle et des bottillons de fibres imbibées de jus d'Avoine nous donna, pour la

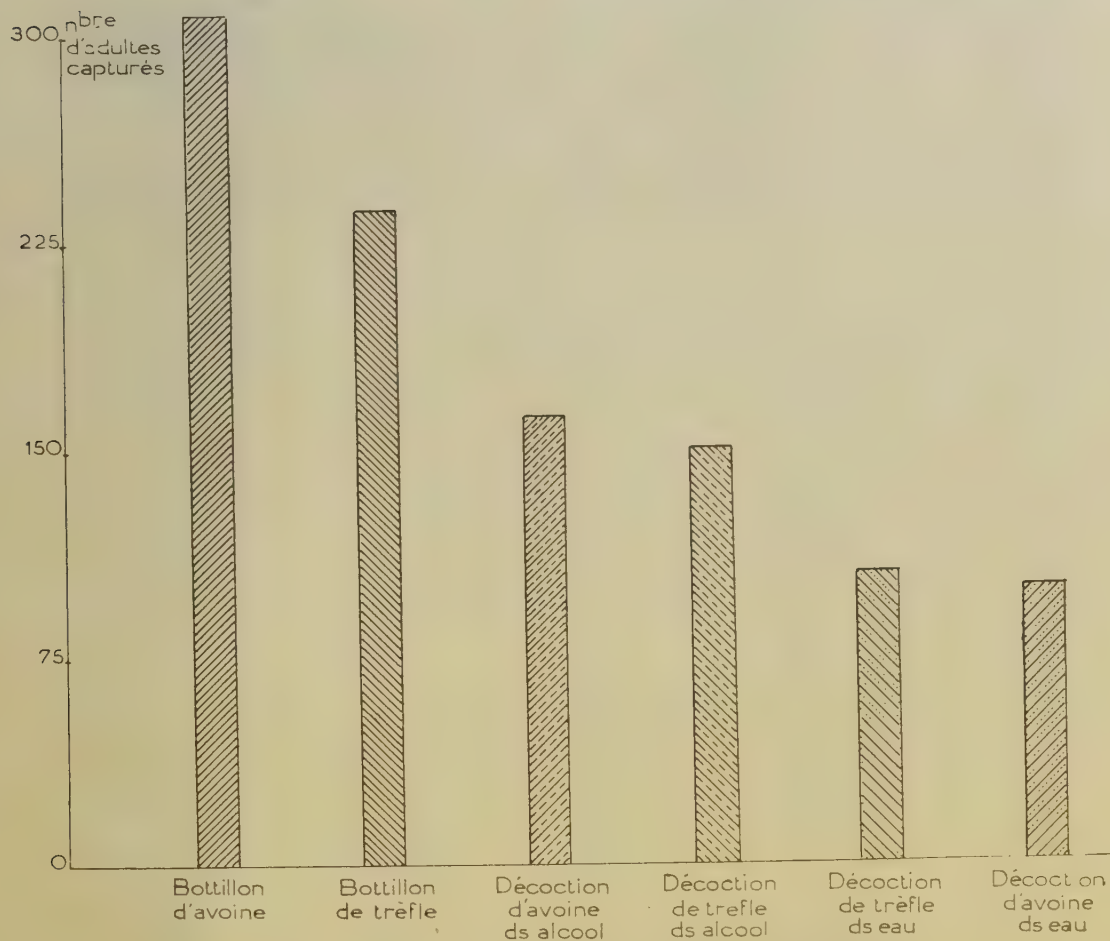


FIG. 35. — Compétitions de décoction dans l'alcool. et dans l'eau

période du 17 mai au 1^{er} juin, un total de captures à peu près équivalent pour les 3 premiers lots et un total un peu moindre pour le dernier.

A la suite de ces essais et d'autres du même type, on peut penser que la substance responsable de l'attraction est *thermostable*.

Des décoctions de feuilles d'Avoine et de Trèfle dans l'eau distillée et dans l'alcool éthylique à 95° nous donnèrent, dans les mêmes conditions d'expérimentation, les résultats indiqués dans le graphique ci-dessus. Ils montrent que l'attractivité des décoctions d'Avoine et de Trèfle dans

l'alcool est meilleure que celle des décoctions dans l'eau distillée. Il en résulte que les substances attractives non seulement ne sont pas détruites par l'alcool mais que leur action en est exaltée. Ce fait n'est d'ailleurs pas sans exemple chez les Insectes (*Drosophila*, *Cosmopolites sordidus*).

b) ESSAIS DE DIFFÉRENTS CORPS CHIMIQUES

Des essais, dans les mêmes conditions que précédemment, ont été réalisés avec des corps comme l'acide butyrique, l'acide caproïque, l'isobutyrate d'amyle, que l'on rencontre au cours de certaines fermentations.

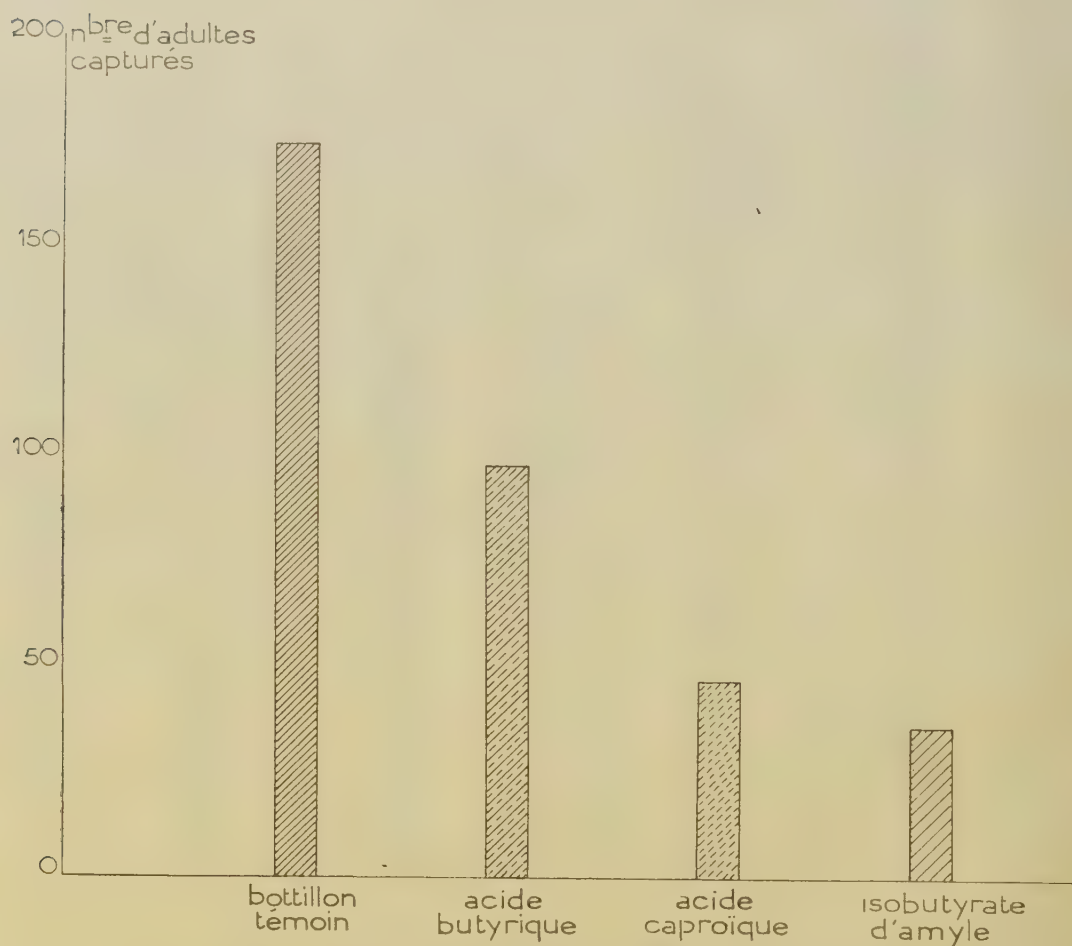


FIG. 36. — Compétition entre différents acides.

Nos différents essais ont indiqué une certaine action attractive de l'acide butyrique.

Dans une autre série d'expériences nous nous sommes adressé à l'acide lactique, glutamique et aspartique. Le premier apparaît au cours de la fermentation dite lactique, tandis que les suivants prennent nais-

sance au cours des premiers stades de l'autolyse des cellules végétales après leur mort.

Voici les résultats obtenus :

	Ac. lactique	Ac. aspartique	Ac. glutamique	Bot. Dactyle	Bot. Trèfle
Totaux des individus	150	69	46	410	333
Pourcentage	15%	7%	5%	40%	33%

Une faible attractivité de l'acide lactique est décelable, cependant, les bottillons de plantes groupent près de 80 p. 100 des captures.

4. — Discussion et conclusions.

Les résultats présentés confirment les observations faites avant nous concernant le groupement préférentiel des adultes d'*Agriotes* sous les bottillons de diverses plantes.

Cependant nous avons précisé que pour les bottillons de Trèfle et de Graminées (spécialement Avoine et Dactyle) l'attractivité au cours du « vieillissement » ⁽¹⁾ peut être maximum entre le troisième et le quinzième jour après la coupe et la pose sur le sol. Cette attractivité maximum est d'ailleurs atteinte plus rapidement avec les bottillons de Graminées qu'avec ceux de Trèfle.

Pour tenter d'expliquer le déterminisme du groupement des imagos sous les bottillons de plantes nous avons été amenés à envisager l'hypothèse suivante. Le repérage peut avoir lieu par l'intermédiaire soit d'un hygrotactisme, soit d'un chimiotactisme, tandis que la rétention dans le bottillon peut être provoquée par un thigmotactisme entraînant une inhibition de mouvement.

Cette inhibition de cinèse peut trouver son explication dans la texture du bottillon ; c'est ce qui nous a conduit à réaliser nos expériences sur le chimiotactisme et l'hygrotactisme avec des bottillons de fibres de bois qui, s'ils n'exercent aucune attraction, rappellent la structure de ceux de Trèfle ou de Graminées et favorisent un groupement des adultes.

Tous nos essais dans le domaine de l'hygrométrie restèrent infructueux et nos « pièges » se comportèrent comme de simples abris. Ces résultats s'expliquent aisément en considérant que l'hygrométrie de l'air est très élevée pendant la nuit (période de déplacement) et qu'il est peu vraisemblable que les *Agriotes* puissent percevoir, à distance, de légères variations hygrométriques voisines de la saturation.

⁽¹⁾ Des observations du même type ont été faites sur certains Insectes (en particulier sur *Cosmopolites sordidus* Germ. par J. CUILLE 1950).

Il reste que le repérage olfactif du piège peut avoir lieu par l'intermédiaire d'une ou plusieurs substances susceptibles d'être abondamment libérées après la coupe des bottillons et leur début de dessiccation sur le sol. C'est ainsi que des composés chimiques peuvent prendre naissance soit au cours des premiers stades de l'*autolyse* consécutive à la mort de la cellule végétale, soit au cours de fermentations.

Au premier groupe appartiennent des substances comme l'acide glutamique ou l'acide aspartique ; au second groupe les acides butyrique, lactique, caproïque etc... Les questions de fermentation ont été principalement étudiées à propos de l'ensilage des fourrages verts. Certains travaux publiés récemment en Allemagne et en France ont montré que pour la Luzerne et certaines Graminées sauvages le pourcentage d'acide lactique augmentait nettement depuis la plante fraîche jusqu'à la plante fanée tandis que l'acide butyrique tendait à suivre la voie inverse (1).

État de la plante	Acide lactique	Acide butyrique
Luzerne fraîche ...	0,42% — 0,77%	1,59% — 0,58%
Luzerne fanée.....	2,86% — 2,62%	0% — 0%
Herbe fraîche.....	0,59%	0%
Herbe fanée.....	1,59%	0%

Ces résultats peuvent fournir l'explication d'une certaine attractivité de l'acide lactique (bien que faible), fait que nous avons remarqué. Cependant, nous avons noté une attractivité sensiblement de même importance de l'acide butyrique, rejoignant en cela les résultats de LEHMAN sur les imagos d'*Elateridae* américains.

Bien que nous n'ayons pas poussé plus avant nos investigations dans la caractérisation de la substance responsable de l'attraction des Imagos d'*Agriotes* nous pouvons préciser qu'elle est thermostable et que son action semble renforcée quand elle est combinée avec celle de l'alcool éthylique.

(1) Une méthode moderne d'ensilage du fourrage consiste en une inoculation de bactéries lactiques (R. WURTZ, 1951).

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Dans ce travail consacré à certains aspects de l'éthologie des imagos d'*Agriotes obscurus*, *lineatus*, *sputator* nous avons pu apporter les confirmations et faits nouveaux suivants :

1° Nous avons précisé le cycle biologique des trois espèces qui, possédant un mode de vie à peu près identique, sont étudiées ensemble dans ce travail. En particulier après leur transformation en adultes, qui a lieu à la fin de l'été, ceux-ci subissent une « diapause imaginale » qui les amène à rester dans le sol jusqu'au printemps suivant.

2° Les lieux de ponte préférés, quand les adultes ont la possibilité d'exercer un choix, sont, dans l'ordre, la pâture et le trèfle. Il semble que dans ce cas l'action du microclimat soit dominante non seulement pour la localisation des adultes mais encore par la suite au moment de l'éclosion des œufs.

3° Nous avons confirmé à la suite d'expériences, les observations des auteurs qui estiment que le vol est une activité exceptionnelle et qu'il a lieu principalement par les après-midi chaudes, humides et ensoleillées.

4° Le rythme nycthéméral à activité de déplacement nocturne que l'on observe aussi bien dans la nature qu'au laboratoire est essentiellement conditionné par la lumière (nous avons obtenu des inversions de rythme en actographe en opposant les conditions d'éclairement). Il semble d'ailleurs que ce comportement rythmé intéresse toute l'activité de l'Insecte (alimentation, copulation, ponte) et non seulement les déplacements. Des essais destinés à mettre en évidence le comportement des *Agriotes* à l'égard de la lumière indiquent un net phototactisme négatif et un certain thigmotactisme.

5° La plupart des déplacements des Taupins sont de faible amplitude (au plus de l'ordre de quelques mètres). Des mouvements de plus grande importance (une centaine de mètres) orientés dans une direction et continués plusieurs jours seraient exceptionnels. Ce résultat est d'une grande importance pour comprendre la synécologie de ces Insectes.

6° Après avoir examiné l'appareil de saut et revu les explications mécaniques du saut nous avons montré que, du point de vue éthologique le saut des *Agriotes* avait un caractère exceptionnel. Il peut avoir lieu aussi bien en partant de la face ventrale que de la face dorsale. Il n'apparaît dans le jour que durant les journées chaudes et orageuses et chaque fois que l'animal est arrêté (par une cause quelconque) dans sa

marche. Des expériences de laboratoire sur différents substrats montrent la prédominance des retournements à l'aide des pattes quand les substrats présentent des aspérités auxquelles les ongles peuvent s'accrocher. L'immobilisation de l'insecte par un fil fixé à la patte provoque une réaction saltatoire à partir de la face ventrale.

7° Le régime des *Agriotes* est essentiellement phytophage ; cette constatation correspond à nos observations dans la nature et au laboratoire et confirme les observations de certains auteurs. L'alimentation aux dépens de matières animales paraît exceptionnelle. D'autre part la fécondité est fortement influencée par la qualité et la quantité d'aliments ingérés. Nous avons encore noté une différence de longévité entre les sexes (les femelles vivant plus longtemps que les mâles), une absence de relation entre la longévité et un aliment favorable. L'effet du groupement semble avoir une action sur l'alimentation.

Des faits indiquent que l'alimentation est un facteur qui, associé à d'autres, peut avoir une influence marquée sur la fluctuation des populations d'*Agriotes*. Pour des Insectes dont les déplacements sont faibles, l'alimentation joue un rôle non négligeable et conditionne le nombre d'œufs pondus.

8° Nous avons repris les observations faites avant nous concernant le groupement préférentiel des adultes sous les bottillons de diverses plantes et tenté d'expliquer le mode d'action de telles concentrations. Nous avons précisé que pour les bottillons de Trèfle et de Graminées (spécialement Avoine et Dactyle) l'attractivité au cours du « vieillissement » est maximum entre le 3^e et le 15^e jour après la coupe et la pose sur le sol. Les mécanismes provoquant le groupement d'imagos sous les bottillons de plantes peuvent être de deux sortes, d'abord un chimiotactisme olfactif qui jouerait un rôle lors du repérage, puis une rétention provoquée par un thigmotactisme. L'inhibition de cinèse pourrait trouver son explication dans la texture du bottillon.

Le repérage olfactif du piège a lieu par l'intermédiaire d'une ou plusieurs substances que nous avons essayé de caractériser. Nous avons fait des essais avec des substances prenant naissance soit au cours des premiers stades de l'autolyse consécutive à la mort de la cellule végétale (acides aspartique et glutamique), soit au cours de fermentations (acides butyrique, lactique, caproïque).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADRIANOV (A. P.). — Report on the work of the Entomological Bureau of Kaluga in 1913-1914. Résumé dans *Rev. Appl. Ent.*, A, **3**, 309, 1915.
- AGUILAR (J. d'). — Remarques sur le comportement des adultes d'*Agriotes*. *C. R. Ac. Sci.*, **226**, 756-758, 1948.
- AGUILAR (J. d') et GRISON (P.). — Premières études sur le problème des Taupins en Bretagne. *C. R. Ac. Agric. Fr.*, **34**, 261-267, 1948.
- AGUILAR (J. d'). — Les Taupins dans les cultures de Pommes de terre de semence. *Publ. Feder. Nat. Pr. Pl. de P. de T.*, 20 p., 1949.
- AGUILAR (J. d'). — Nouvelles remarques sur l'attraction des adultes d'*Agriotes* par des bottillons de différentes plantes. *Proc. VIII th Intern. Ent. Congr.* Stockholm 1948, 334-336, 1950.
- AGUILAR (J. d'). — Nouvelles études sur le problème des Taupins en Bretagne. *C. R. Ac. Agric. Fr.*, **36**, 561-565, 1950.
- ALLARD (H. A.). — The photoperiodism of the Firefly, *Photinus pyralis* L., its relation to the evening twilight and other conditions. *Proc. Ent. Soc. Washington*, **33**, 49-58, 1931.
- ALVERDES (F.). — Körperstellung und Lokomotion bei Insekten nach Eingriffen am Gebirn. *Biol. Centralbl.*, **45**, 353, 1925.
- ASHAGEN (K.). — Schutzanpassungsfragen bei Schnellkäfern. *Deut. Ent. Zeit.*, **2**, 191-201, 1955.
- BALACHOWSKY (A.) et MESNIL (L.). — Les Insectes nuisibles aux plantes cultivées. Paris, **1**, 754-778, 1935-36.
- BECKER (E. C.). — Revision of the nearctic species of *Agriotes*. *Canad. Ent.*, **88**, suppl. 1, 101 p., 1956.
- BELING (Th.). — Beitrag zur Metamorphose der Käferfamilie der Elateriden. *Deut. Ent. Zeit.*, **27**, 129-144, 257-304-**28**, 177-216, 1883-84.
- BENTLEY (E. W.), GUNN (D. L.) et EWER (D. W.). — The Biology of *Ptinus tectus*. 1. The daily rythm of locomotry activity especially in relation to light and temperature. *J. Exp. Biol.*, **18**, 182-195, 1941.
- BINAGHI (G.). — Sulla meccanica del salto degli Elateridi. *Boll. Soc. Ent. ital.*, **74**, 1-6, 1942.
- BLUNK (H.). — Biologische Unterschiede schädlichen Drahtwurmarten. *Nachrichtenbl. f. d. Deut. Pflanz.*, **5**, 37-39, 1925.
- BLUNK (H.) und MERKENSCHLAGER (F.). — Zur Oekologie der Drahtwurmerherde. *Nachrichtenbl. f. d. Deutsch. Pflanz.*, **5**, n° 12, 1925.
- BRIAN (M. V.). — On the ecology of the beetles of the genus *Agriotes*. *J. Anim. Ecol.*, **16**, 210-224, 1947.
- BRYSON (H. R.). — Time of flight of beetles of the genus *Agriotes*. *Ent. Month. Mag.*, **77**, 280, 1941.
- BUCK (J. B.). — Studies on the Firefly. I. The effects of light and other agents on flashing in *Photinus pyralis* with special reference to periodicity and diurnal rythm. *Physiol. Zool.*, **10**, 45, 1937.
- BUYSSON (H. du). — Faune gallo-rhénane. Elatérides. 494 p., 1893-1906.
- CARPENTIER (F.). — Sur les propleures des Coléoptères. *Ann. Soc. Scient. Brux.*, **49**, 355, 1929.
- CHAUVIN (R.). — Deux appareils pour l'étude de l'activité des petits animaux. *Bull. Soc. Zool. France*, **58**, 53, 1943.
- CHAUVIN (R.). — Physiologie de l'Insecte, 2^e éd., Paris, 1956.

- CHEVALLIER (L.). — L'appareil saltatoire et le saut chez le Collembole *Sminthurus viridis* L. *Trav. Labor. Zool. Fac. Sc. Dijon*, n° 5, 1954.
- CHRZANOWSKI (A.). — Pewne dane z biologji ekologii niektorych *Elateridae* (*Agriotes obscurus* L.) i nowe metody ich zwalczania. (cité par E. GUÉNIAT, 1934), 1927.
- CLOUDSLEY-THOMPSON (J. L.). — Studies in diurnal rhythms. I. Rhythmic behaviour in millipedes. *J. Exp. Biol.*, **28**, 165-172, 1951.
- CLOUDSLEY-THOMPSON (J. L.). — Diurnal rhythms. *Trans. IXth Int. Congr. Entom. Amsterdam*, 305-310, 1952.
- CLOUDSLEY-THOMPSON (J. L.). — Studies in diurnal rhythms. III. Photoperiodism in the cockroach *Periplaneta americana* L. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, **12**, 705-12, 1953.
- CLOUDSLEY-THOMPSON (J. L.). — The design of entomological aktograph apparatus. *The Entomol.*, **88**, 153-161, 1955.
- COHEN (H.). — Observations on the biology of *Agriotes obscurus* L., *Ann. Appl. Biol.*, **29**, 136-137, 181-196, 1942.
- COOMANN (A. de). — Note sur le saut des Elatérides. *Bull. Soc. Ent. de France*, **38**, 136-137, 1933.
- CUENOT (L.). — L'adaptation. Paris, p. 283-289, 1925.
- CUILLE (J.). — Recherches sur le Charançon du Bananier (*Cosmopolites sordidus* GERM.). *Public. I. F. A. C. Sér. Techn.*, n° 4, 225 p., 8 pl., 1950.
- DETHIER (V. G.). — Chemical insect attractants and Repellents. Londres, 289 p., 1947.
- DOORMANN (G.). — Die Mechanik des Sprunges der Schnellkäfer. *Biol. Zentral.*, **50**, 116, 1920.
- EDELMAN (N. M.). — Certaines régularités du rythme journalier de la respiration des Insectes. *Zool. Zhurn.*, **29**, 427-434, 1950.
- FLEUTIAUX (E.). — Observations sur le saut d'un Elatéride du Tonkin. *Bull. Soc. Ent. France*, **31**, 81, 1926.
- FLEUTIAUX (E.). — Moyens de défense de quelques Coléoptères Sternoxes. *Rev. Franc. Entom.*, **9**, 79-82, 1942.
- FRYER (J. C. F.). — Time of flight of the beetles of the genus *Agriotes*. *Ent. Mont. Mag.*, **77**, 280, 1941.
- FULTON (B. B.). — Some temperature relations of *Melanotus* (Col. *Elateridea*). *J. Ec. Ent.*, **21**, 889-897, 1928.
- FULTON (B. B.). — A luminous fly larva with spider traits. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **34**, 289-302, 1941.
- GHILYAROV (M. S.). — Ueber die Lokalisation der Schnellkäfer *A. lineatus* und *A. obscurus* während der Eiablageperiode auf den Fruchtfolgefeldern. *C. R. Ac. Sci. U. R. S. S.*, **31**, 725-728, 1941.
- GOUGH (H. C.) et EVANS (A. C.). — Some notes on the biology of the click-beetles, *A. obscurus* and *A. sputator*. *Ann. App. Biol.*, **29**, 275-279, 1942.
- GRASSE (P. P.). — Les Insectes et leur univers. *Conf. Palais de la Découverte*, 21 p., 1944.
- GRISON (P.). — Observations sur le rythme d'activité nycthémerale chez le Doryphore, *Leptinotarsa decemlineata* SAY *C. R. Ac. Sci.*, **217**, 621-22, 1943.
- GRISON (P.). — Rythme d'activité chez *Leptinotarsa decemlineata* SAY et leur importance pour l'étude du phototropisme. *Bull. Soc. Zool. France*, **68**, 100-107, 1943.
- GRISON (P.). — Thigmotactisme et localisation sensorielle du contact dans l'enfouissement du Doryphore. *C. R. Ac. Sci.*, **222**, 306-307, 1946.
- GRISON (P.). — Les phénomènes de chimiotactisme chez les Insectes. *Conf. Palais de la Découverte*, 18 p., 1952.
- GRISON (P.). — Les facteurs du comportement chez l'imago du Doryphore. *Bull. Biol. France et Belgique*, suppl. **43**, 154 p., 1957.

- GUENIAT (E.). — Contribution à l'étude du développement et de la morphologie de quelques Élatérides. *Mitt. Schweiz. Entom. Ges.*, **16**, 167-298, 1934.
- GUNN (D. L.) et COSWAY (C. A.). — The temperature and humidity relations of the cockroach. *Journ. exp. Biol.*, **15**, 555-563, 1938.
- GUNN (D. L.). — The daily rhythm of activity of the Cockroach *Blatta orientalis*. *J. Exp. Biol.*, **17**, 267, 1940.
- GUYOT (A. L.). — Quelques observations sur les taupins. *Rev. Path. Veg. Ent. Agr.*, **17**, 207-212, 1930.
- HARKER (J. E.). — Diurnal rhythms in *Periplaneta americana* L. *Nature*, **173**, 689, 1954.
- HARKER (J. E.). — Control of diurnal rhythms of activity in *Periplaneta americana* L. *Nature*, **175**, 733, 1955.
- HESSE. — Tierbau und Tierleben, **1**, 212, 1910.
- HORST (A.). — Untersuchungen über *A. obscurus* L. Ein Beitrag zur Kenntnis der Biologie und Morphologie der Elateriden und ihrer Larven. *Arch. Naturgesch.*, **88**, 18-90, 1922.
- HOULBERT (C.). — Les Coléoptères d'Europe. T. I, 100-101, 1921.
- HOVASSE (R.). — A propos de l'appareil saltateur des Élatérides. *Rev. Scien. Nat. d'Auvergne*, **13**, 2-5, 1947.
- HUSLER (F. et J.). — Studien über die Biologie der Elateriden (Schnellkäfer). *Mitteil. Münchner Entom. Ges.*, **30**, 343-397, 1940.
- JABLOKOFF (A. K.). — Ethologie de quelques Élatérides du massif de Fontainebleau. *Mem. Mus. Hist. Nat.*, n. s., **18**, 81-160, 1943.
- JANECKE, DIEMAIR. — Zur Kenntnis der beim Darren von Hafer auftretenden Bitterstoff. *Z. anal. Dtsch.*, **132**, 410-16, 1951.
- JARRIGE (J.). — Le saut des Élatérides. *L'Entomologiste*, **1**, 140, 1945.
- JEUNIAUX (C.). — L'appareil de saut des Taupins. *Les Natural. Belges*, 154-159, 1950.
- JONES (E. W.). — Laboratory study on the moisture relation of *Limoni*us. *Ecology*, **32**, 284-93, 1951.
- KAZANSKY (K.). — Notes sur la biologie de l'*Agriotes obscurus* L. et de l'*Athous niger*. *La défense des Plantes* (U. R. S. S.), **4**, 617-622, 1927.
- LANGENBUCH (R.). — Beiträge zur Kenntnis der Biologie von *A. lineatus* L. und *A. obscurus* L. *Z. Ang. Ent.*, **19**, 278-300, **20**, 296-306, 1932-33.
- LEHMAN (R. S.). — Experiments to determine the attraction of various aromatic compounds to adults of wireworms *Limoni*us canus LEC. and *californicus* MANNH. *J. Ec. Ent.*, **25**, 949-958, 1932.
- LENGERKEN (H. V.). — Coleoptera. in P. SCHULZE, *Biol. d. Tiere Deutschlands* (**40**), 137-143, 1924.
- LEVTSCHUK (J.). — Contributions to the comparative anatomy of the genitalia of Elateridae. *Rev. Ent. U. R. S. S.*, **24**, 135-155, 1930.
- LUTZ (F. E.). — Experiments with Orthoptera concerning diurnal rhythm. *Amer. Mus. Nov.*, n° 550, 24 p., 1932.
- MC COLLOCH (J. W.). — Preliminary notes on the depth of hibernation of Wireworms. *J. Ec. Ent.*, **20**, 561-564, 1927.
- MASAITIS (A. J.). — On the study of Elaterids in Siberia. *Izv. Sibirsk Kraev Stanz. Zashch. Rast.*, n° 2, 53-65. Résumé in *Rev. Appl. Ent.*, A, **18**, 1930, 6-7, 1927.
- MASAITIS (A. J.). — Data on the fauna biology of Elaterids in Siberia. *Izv. Sibirsk Kraev. Stanz. Zashch. Rast.*, n° 3, 1-41. Résumé in *Rev. Appl. Ent. A.*, **19**, 1931, 48-49, 1929.
- MAYR (E.). — Systematics and the origin of species. 334 p., 1947.
- MELLANBY (K.). — The daily rhythm of activity of the Cockroach *Blatta orientalis*. *J. Exp. Biol.*, **17**, 278, 1940.
- MEQUIGNON (A.). — Elateridae in L. BEDEL. Faune des Coléoptères du Bassin de la Seine, **4**, 251-53, 1930.

- MESNIL L. — Nos connaissances actuelles sur les Élatérides nuisibles en France. *Rev. Path. Veg. Ent. Agric.*, **17**, 178-204, 1930.
- MONNOT. — Le mécanisme du saut, 1910.
- NIELSEN E. T. — Zur Oekologie den Laubheuschrecken. *Ent. Medd.*, **20**, 121-164, 1938.
- PARK O., LOCKETT J. A. et MYERS (D. J.). — Studies in nocturnal ecology with special reference to climax forest. *Ecology*, **12**, 700-727, 1931.
- PARK O. et KELLER J. G. — Studies in nocturnal ecology. II, Preliminary analysis of activity, Rythm in nocturnal forest insects. *Ecology*, **13**, 335-346, 1932.
- PAULIAN R. et SERFATY A. — Le rythme nycthémeral des larves d'Aeschnes. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* n. s., **16**, 442-447, 1944.
- PAVAN M. — Attografo multiplo per lo studio del comportamento cinetico di Artropodi. *Trans. IXth Int. Cong. Ent.*, Amsterdam, **1**, 315-320, 1951.
- PAVAN M. — Ricerche sperimentali sul comportamento degli Artropodi. III. Apparecchio per la studio del comportamento cinetico. *Boll. Zool. Agr. Bachic.*, **17**, 1-20, 1951.
- PICARD F. — Hygrophilie et phototropisme chez les Insectes. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **46**, 235-247, 1912.
- PIERON H. — Le rythme des attitudes mimétiques chez un Phasme, le *Dinippus morosus*. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, **16**, 103-106, 1910.
- PIERON H. — La persistance à l'obscurité du rythme lumineux du Lampyre. *La Feuille des Jeunes Naturalistes*, n. s., n° 22, **46** 186, 1925.
- PIERON H. — Quelques réflexions et observations à propos de l'induction des rythmes chez les animaux. in *Conduite, sentiments, pensée des animaux*, 1938.
- PIERON H. — Psychologie zoologique. in Dumas, Nouveau traité de Psychologie, 255 p., 1941.
- POSPELOVA V. M. — Notes on the wireworms in the region of Tomsk. *Plant Prot. (U. R. S. S.)*, **18**, 16-35, 1939.
- PROCHNOW O. — Das Springen der Schnellkäfer, physikalisch betrachtet. *Biol. Zentr.*, **35**, 81-93, 1915.
- RABAUD E. — Stéréotropisme et géotropisme. *Vie et Milieu*, **2**, 289-300, 1951.
- RAWLINS W. A. — Experimental studies on the Wheat Wireworm, *Agriotes mancus* SAY. *J. Ec. Ent.*, **27**, 308-314, 1934.
- RAWLINS W. A. — Biology and Control of the wheat wireworm, *A. mancus* SAY. *Bull. Cornell. agric. Exp.*, St n° 738, 30 p., 1940.
- REGNIER R. — Contribution à l'étude des Taupins nuisibles en grande culture. *Bull. Soc. Amis Sc. Nat. Rouen*, **6**, 7-12, **7**, 21-25, 1924-25.
- REGNIER R. — Les Taupins nuisibles en grande culture. Contribution à l'étude de l'*A. obscurus* L. *Rev. Path. Veg. Ent. Agric.*, **15**, 40-47, 1928.
- RYMER-ROBERTS A. W. — On the life history of Wireworms of the genus *Agriotes* with some notes on that of *Aithous haemorrhoidalis* F. *Ann. Appl. Biol.*, Pt I, **6**, 116-135, 1919 ; pt II, **8**, 193-215, 1921 ; pt III, **9**, 306-324, 1922 ; pt IV, **15**, 90-94, 1928.
- SAFRONOVA (N. E.) et LEGATOV N. N. — Materials for the study of Wireworm in the north-eastern part of the Central black soil region. Analysé dans *Plant Protect. (U. R. S. S.)*, **8**, 107-108, 1931.
- SCHOLZ (M. F. R.). — Der Schnellapparat der Elateriden, *Aus der Natur*, **9**, 526.
- SCHOLZ (M. R. F.). — Die Mechanick des Schnellapparates der Elateride. *D. Ent. Nation. Bibl.*, 101-103, 1911.
- SCHWARZ O. — Revision der paläarktischen Arten der Elateriden-Gattung *Agriotes* ESCH. *Deut. Ent. Zeit.*, **35**, 81-114, 1891.

- SPIETH (H. T.). — Mating behaviour within the genus *Drosophila*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **99** (7), 401-474, 1952.
- STEWART (F. C.), THOMPSON (J. F.), MILLARD (F. K.) et THOMAS (M. D.). — R. H. HENDRIKS. The amino acids of Alfalfa as revealed by paper chromatography with special reference to compounds labelled with S 35. *Plant Physiol.*, **26**, 123-135.
- STRAUS-DUCKHEIM (H.). — Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés. Paris, 1928.
- SUBKLEW (W.). — *Agriotes lineatus* L. und *A. obscurus* L. (Ein Beitrag zu ihrer Morphologie und Biologie). *Zeit. Angew. Ent.*, **21**, 96-122, 1934.
- SZYMANSKI (J. S.). — Pfüger's Archiv, **170**, 1-244, 1918.
- THILO (O.). — Das Schnellen der Springkäfer (Elateriden). *Biol. Centr.*, **34**, 150-156, 1914.
- THILO (O.). — Das Schnellen der Springkäfer. *Riga Korr. Blt. Naturf. Ver.*, **57**, 121, 1915.
- TINBERGEN (N.). — The study of instinct, 228 p., 1951.
- TINBERGEN (N.). — An objectivist study of the innate behaviour of animals. *Bibl. Theorica*, **1**, 39-98, 1942.
- TROUVELOT (B.) et MULLER-BOHME (F.). — Étude sur la valeur alimentaire pour les larves de Doryphore d'hybrides *Solanum demissum* × *S. tuberosum*. *VII^e Cong. Int. d'Ent.*, 2731-2741, Berlin, 1938.
- VERHOEFF (C.). — Beiträge zur Kenntnis des Abdomens männlicher Elateriden. *Zool. Anzeiger*, 1894.
- VERHOEFF (K. W.). — Zur Biologie der Elateriden. *S. B. Ges. Nat. Fr. Berlin*, 352-59, 1918.
- WEYRAUCH, (W. K.). — Sinnesphysiologische Studie an der imago von *Forficula auricularia* L. auf ökologischer Grundlage. *Zeit. Vergl. Physiol.*, **10**, 665-667, 1929.
- WILLAUME (F.). — Observations biologiques sur la nymphose d'*Agriotes obscurus* L. *Rev. Path. Veg. Ent. Agric.*, **11**, 86-92, 1924.
- WILLE (J.). — Biologie und Bekämpfung der deutschen Schabe. *Monogr. angew. Ent.* n°5, 140 p., 1920.
- WILLIAMS (C. B.), SINGH (B. P.). — Effect of moonlight on Insect activity. *Nature*, **167**, 853-4, 1951.
- WILLIAMS (C. B.), SINGH (B. P.), EL ZIADY (S.). — An investigation into the possible effects of moonlight on the activity of insects in the field. *Proc. R. Ent. Soc. Lond. (A)*, **31**, 135-144, 1956.
- WURTZ (B.). — Conservation de la Luzerne dans l'ensilage par voie microbiologique. *Ann. Inst. Nat. Agron.*, **38**, 51-61, 1951.
- ZOLK (K.). — Mõnda uuemat tumeda viljanaksuri (*A. obscurus* L.) bioloogias. *Tartu Ülikooli Entomoloogia-Katsejaama teadaanded* n°4, 12 p. 1924
Résumé in *Rev. Appl. Ent. (A)*, **13**, 67, 1925.

Imprimerie BUSSIÈRE à Saint-Amand (Cher), France. — 6-1961

Dépôt légal : 2^e trimestre 1961

N^o d'impression : 10

